В.А. Красилов

ПРОИСХОЖДЕНИЕ И РАННЯЯ ЭВОЛЮЦИЯ ЦВЕТКОВЫХ РАСТЕНИЙ



АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ДАЛЬНЕВОСТОЧНОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
Биолого-почвенный институт

В.А. Красилов

ПРОИСХОЖДЕНИЕ И РАННЯЯ ЭВОЛЮЦИЯ ЦВЕТКОВЫХ РАСТЕНИЙ

ПРОЕКТ N 245

Ответственный редактор
канд. биол. наук
Г.И. ВОРОШИЛОВА



МОСКВА "НАУКА" 1989

УДК 582.5

Происхождение и ранняя эволюция цветковых растений / В.А. Красилов. — М.: Наука, 1989. — 264 с. — ISBN 5-02-004616-7.

Обобщены материалы палеоботаники и сравнительной морфологии, относящиеся к проблеме происхождения цветковых. Выполнен анализ морфологического строя всех групп семенных растений, предложены схемы филогенетических взаимоотношений голосеменных, проангиоспермов и покрытосеменных, рассмотрены экологические факторы и морфологические модусы эволюции, намечены пути исторического развития отдельных органов и становления новой доминирующей группы растений.

Для ботаников, палеоботаников, эволюционистов.

Табл. 2, ил. 68, фототабл. 32, библиогр.: 722 назв.

Рецензенты: *Н.И. Цвелев, А.Г. Крылов*

Редактор издательства А.В. Бирюков

Origin and early evolution of flowering plants / V.A. Krassilov Moscow: Nauka, 1989.

Data of palaeobotany and comparative morphology relevant to the problem of angiosperm origin are reviewd. Analysis of morphological structures in the major groups of seed plants is carried out. Schemes of phylogenetic relationships between gymnosperms, proangiosperms and angiosperms are considered together with the ecological factors and morphological modes of evolution, historical development of seperate organs and the derivation of a new dominant group as a whole.

For botanists, palaeontologists, evolutionary biologists.

К $\frac{1906000000-263}{042(02)-89}$ 161-89 Доп. к тем. плану

ISBN 5-02-004616-7

ОГЛАВЛЕНИЕ

CONTENTS

ПРЕДИСЛОВИЕ АВТОРА

Современная ботаника являет собой печальный пример науки, находящейся уже почти двести лет во власти одной парадигмы, возникшей как поэтическое озарение и в результате бесконечных повторений превратившейся в окостеневшую догму. Речь идет о классической морфологии и о ее детище — классической систематике. Последняя беспрепятственно шагнула из эпохи типологических представлений в эволюционную, сменив лишь вывеску: теперь она называется филогенетической, хотя почти не содержит реальной исторической информации. Попытки изменить положение вещей предпринимались неоднократно, но пока не имели успеха. Критика просто не попадает на страницы сводок и учебных пособий, авторы которых, как правило, не утруждают себя изучением каких-либо источников, кроме "признанных" (большей частью это предшествующие учебные пособия). В результате молодое поколение оказывается неподготовленным к восприятию новых идей (или, лучше сказать, подготовленным к их неприятию).

Работая над этой книгой, я исходил из того, что не может быть ни понимания морфологического строя, ни естественной системы без истории, а происхождение — это начало и определяющий момент истории. Хотя существуют различные подходы к этой проблеме и она безусловно требует привлечения данных из разных областей ботаники, все же ведущая роль принадлежит палеоботанике как источнику исторических фактов, позволяющих воссоздать эволюционные процессы (сравнительная морфология, эмбриология, биохимия, фитогеография располагают лишь фактами, которые могут быть интерпретированы в духе той или иной эволюционной модели, т.е. имеют отношение главным образом к оценке ее объяснительной способности).

Принято сетовать на то, что палеоботаники никак не могут окончательно разрешить проблему происхождения цветковых (как будто происхождение других классов уже известно). Предполагается, что в один прекрасный день удачливый палеоботаник расколет плиту горной породы и его взору откроется некая смесь всех мыслимых примитивных признаков — предок в духе классической морфологии — на меньшее она не согласна. Нет ничего удивительного в том, что палеоботаника не может справиться с такой задачей. К счастью, у нее есть другие, более достойные задачи, и одна из них — это замена классической морфологии на нечто менее догматическое и более близкое к фактическому состоянию дел.

Другая, более общая задача была указана Ч. Дарвином, назвавшим происхождение цветковых проклятой тайной. Наиболее серьезным аргументом против теории естественного отбора считали внезапное появление в геологической летописи новых типов и классов животных и растений. Цветковые, внезапно появившиеся в середине мелового периода, как казалось, в "готовом виде" — среди них различали современные роды, — бросали безответный вызов эволюционизму. И по сей день возникновение высших таксонов остается наименее разработанным разделом теории эволюции. Происхождение цветковых, таким образом, представляет интерес не только для ботаники, но и для естествознания в целом.

Проблема отнюдь не сводится к открытию предков. Не менее важно изучение самого процесса становления столь обширной и разветвленной группы, как цветковые, путей и механизмов формирования новых форм жизни.

Предлагаемая вниманию читателя книга — не первое и, разумеется, не последнее исследование такого рода. Не стоит искать в ней исчерпывающих ответов на традиционные "где, когда и от кого", тем более что правомочность подобных вопросов может быть поставлена под сомнение. Если читатель заранее решил не отступаться от хрестоматийных представлений о макроэволюционных событиях, то ему лучше сразу закрыть эту книгу. Автор хотел передать сложившееся у него представление о сложности, многослойности филогенетических процессов и привести факты, на которых оно основано, признавая при этом возможность совершенно иной интерпретации тех же фактов. В книге использованы коллекционные материалы и фотографии, любезно предоставленные В.А. Вахрамеевым, Д. Дилчером, Э. Дриннаном, Т. Гаррисом, Б. Пацлтовой, М. Рейманувной, Э.-М. Фриис, П.В. Шилиным, С. Эшем.

ГЛАВА 1

ВВЕДЕНИЕ В ТЕРМИНОЛОГИЮ И ИСТОРИЮ ВОПРОСА

ТЕРМИНОЛОГИЯ

Одна из причин непопулярности новой морфологии в понимании А. Мёзе [Meeuse, 1972b], по-видимому, заключается в том, что многие ботаники находят ее терминологию слишком сложной (хотя, казалось бы, взрослому человеку не так уж трудно запомнить десяток новых слов). В этой книге терминология упрощена насколько возможно. Лишь немногие термины нуждаются в предварительном пояснении. Среди них есть многозначные, употребляемые в различных смыслах, имеющих по нескольку определений. Я даю определения, которые кажутся мне наиболее практичными.

ЭВОЛЮЦИОННЫЕ И КЛАССИФИКАЦИОННЫЕ ТЕРМИНЫ

Традиционные определения общеизвестных терминов содержат досадные логические просчеты (например, определение вида как совокупности популяций, которые, в свою очередь, определяются как части вида или совокупности особей одного вида), которых я пытался избежать в нижеследующих формулировках.

Вид — группа особей, обладающая существенным, воспроизводимым из поколения в поколение сходством, достаточно однородная и дискретная, чтобы служить основной единицей классификации (операциональные критерии — морфологический, генетический, репродуктивный и др. — могут быть разными для различных видов).

Гомеозис (псевдогомология) — уподобление негомологичных функционально различных органов (перенос признаков одних органов на другие). **Гомология** — структурное (в частности, топологическое, по расположению зачатков, меристем у растений) соответствие частей сравниваемых организмов; в более широком смысле также преемственность в эволюционном развитии (*семофилия,* см. ниже), общность происхождения (**гомогения**).

Кладизм — в общем виде направление в систематике, декларирующее точное соответствие структуры классификационной системы последовательности дивергентных событий в филогенезе; в более специфическом смысле — совокупность приемов филогенетического анализа и построения системы, включающая разделение предковых (**плезиоморфных**) и производных (**апоморфных**) признаков с помощью внутригруппового и межгруппового сравнения, выявляющего **сестринские группы,** разошедшиеся в результате единичного дивергентного события от одного узла бескорневого филогенетического древа, построенного по принципу **парсимонии,** минимального числа филогенетических шагов. Для аналитических целей полезно различать группировки: **голофилетические** — включающие все производные группы, **парафилетические** — часть производных групп предковой группы, **синапоморфные** (неточно — монофилетические) — по общим производным признакам, **симплезиоморфные** (неточно — полифилетические) — по признакам, унаследованным от предка, не являющегося членом группы.

Конвергенция — возрастающее в ходе эволюции сходство гомологичных структур сравниваемых групп. Противоположный процесс называется **дивергенцией,** независимое развитие в одном направлении — **параллелизмом.**

Модификация — изменение адаптивного характера (критерий ненаследуемости не подходит к длительным модификациям).

Мозаичность (гетеробатмия) — сочетания предковых и производных признаков.

Мутация — изменение, проявляющееся в потомстве, в частности.

Макромутация (сальтация) — изменение, затрагивающее диагностические признаки таксона.

Неогенез — эволюционное развитие на основе неотенических преобразований.

Неотения — ускорение онтогенетического развития репродуктивной сферы по отношению к вегетативной сфере (см. также *неогенез, педоморфоз, феталuзация*).

Педоморфоз — эволюционное преобразование путем сохранения ювенильных состояний признаков у взрослого организма.

Полифилия — историческое развитие группы организмов в виде двух и более эволюционных линий, отходящих от таксономически обособленных предковых групп (ди-, монофилия в случае двух, одной линий).

Популяция — группа особей, способная к устойчивому воспроизведению.

Продуктивная эволюция — усложнение организации в виде увеличения числа органов, их морфологических и функциональных связей (в противоположность редукции; в частности, амплификация — разрастание, полимеризация — увеличение числа частей; прогрессивная эволюция — термин, отягощенный разногласиями в понимании эволюционного прогресса).

Производные признаки — возникшие в пределах группы в ходе ее эволюции в отличие от первичных (исходных), знаменующих возникновение группы, и предковых, унаследованных от филетических предков, не являющихся членами данной группы.

Рекапитуляция — сохранение в онтогенезе последовательности эволюционных преобразований органа; также проявление в онтогенезе предковых признаков, исчезающих у взрослого организма.

Семофилия —эволюция органа или свойства в отличие от **голофилии** — эволюции организма как целого.

Теория эволюции — объяснение состояния органического мира и отдельных организмов как результата исторического развития.

Фетализация — проявление ювенильных черт в строении взрослого организма.

Филогения — представление о происхождении и череде последующих состояний группы. **Филогенез** — исторический процесс становления группы, представляемый в виде серии последовательных состояний, т.е. филогении.

Эволюция — историческое развитие органического мира или отдельной группы организмов (см. *филогенез*); любое изменение, которое можно представить как шаг в историческом развитии.

МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ТЕРМИНЫ

Трудность заключается в том, что самые употребительные и, казалось бы, общепонятные термины классической морфологии (стебель, лист, цветок, плод) возникли как обиходные или экологические (функциональные) и не имеют точного морфологического значения. В дальнейшем от них, может быть, придется отказаться. Однако замена традиционных терминов новыми целесообразна лишь в тех случаях, когда последние имеют более точный морфологический смысл. Этого нельзя сказать о терминах интерпретационного характера, сплошь и рядом подменяющих описательные. Например, описывая тычинку как микроспорофилл, морфолог хочет сказать, что она, по его мнению (или по мнению авторитетов, которым он следует), произошла от микроспорофилла гетероспорового растения. Так же интерпретационно нагружены термины ”плодолистик” (и тем более ”макроспорофилл”), ”семенная чешуя” (в применении к тем хвойным, у которых не видно никакой чешуи) и т.п. Следующие термины относятся к репродуктивной сфере.

Ангиоспермия — развитие семяпочек внутри органов, имеющих приспособления для восприятия, селекции и проращивания пыльцы. Дефинитивное значе-

ние имеет не столько способ защиты семяпочек, сколько особенности опыления и оплодотворения; **ангиокарпия** — образование покровов, внешних по отношению к пестику.

Ангиоспермы — растения, характеризующиеся *ангиоспермией,* покрытосеменные растения (в случае неполного развития ангиоспермии — **про(т)ангиоспермы**).

Антофиты — растения, обладающие *цветком.*

Диклиния — развитие пыльцевых и семенных органов на разных осях, в частности в виде тычиночных и пестичных цветков; в противоположность этому **моноклиния** — развитие пыльцевых и семенных органов на одной оси (коаксиальное), в частности их совмещение в одном цветке. Определения "мужской", "женский", "раздельнополый", "обоеполый", "гермафродитный" рекомендуется применять к половому поколению — гаметофиту; в сущности, этимологически неудачны и термины **андроцей** — совокупность коаксиальных пыльцевых органов и **гинецей** — совокупность коаксиальных семенных органов, но для них пока нет замены.

Завязь — часть пестика, содержащая семяпочки.

Карпель — пестик (монокарпеллятный) или структурный элемент пестика (ди-, три-, поликарпеллятного), участвующий в образовании стенки завязи, столбика, рыльца или их частей.

Купула — покров семени или собрания семян, оставляющий микропиле открытым и(или) образующий внешний пыльцевход — экзостому ("купулы" Fagaceae представляют собой видоизмененные части соцветия — обертки).

Овулифор — орган (или часть сложного органа), несущий семяпочки; в частности **семенная чешуя, филлосперм** (пластинчатый овулифор), *карпель, плацента,* **гинофор.**

Пестик — вместилище семени или собрания семян, состоящее из фертильной части (завязи) и стерильной (столбика, рыльца), служащей для улавливания, селекции и проращивания пыльцы. Это определение пригодно как для карпеллятных, так и для акарпеллятных пестиков, в частности с нижней завязью; в зарубежных работах последнее время термин **гинецей** все чаще употребляется в значении пестика.

Плацента — место развития спорангия, семяпочки или группы спорангиев, семяпочек, в частности фертильная зона карпели, флоральной оси, апекса, цветоложа.

Плод — орган распространения, состоящий из семени (семян) и периовулярных тканей.

Семяпочка — мегаспорангий в окружении покровных органов, образующих пыльцевход, или микропиле. Менее удачный термин — **семязачаток,** так как семяпочка не может рассматриваться как зачаток, или примордий семени.

Соцветие — одно- или многоосевое собрание пыльцевых и(или) семенных органов с поддерживающими катафиллами или их рудиментами (в атипичных соцветиях, по В. Троллю, могут быть промежуточные катафиллы между паракладиями и между цветками).

Спорангиофор — орган или часть сложного органа, несущая спорангии, в частности **спорофилл** (ламинарный спорангиофор), **антерофор, тычинка**.

Стробил — собрание латеральных пыльцевых и(или) семенных органов на оси неограниченного роста, не разделенных морфологически обособленными катафиллами (если это не "сложный стробил", т.е. соцветие).

Цветок — собрание латеральных и апикальных пыльцевых и(или) семенных органов на оси ограниченного роста, не разделенных морфологически обособленными катафиллами, с проксимальной зоной катафиллов или без нее. Морфологически не всегда удается достоверно отличить цветок от соцветия, например в случае циатия и аналогичных структур; некоторые цветки, возможно, гомологичны соцветиям, т.е. представляют собой **псевдантии,** однако этот термин по преимуществу не описательный, а интерпретационный.

Комментарии к этим определениям будут даны в следующем разделе. Пока же отмечу только, что возможны морфологические переходы между органами, которые в завершенном состоянии называются купулами или пестиками, стробилами или цветками. В подобных случаях могут оказаться полезными такие термины, как **антостробил** (для реального органа, а не его воображаемого прототипа), **предцветок** (протантоид) и т.п.

Некоторые исследователи энергично возражают против применения по отношению к голосеменным терминов, позаимствованных из морфологии цветковых. Не вызывает сомнений, однако, существование органов, общих для всех семенных растений (например, семя). Я не вижу серьезных препятствий для того, чтобы называть спорангиофоры голосеменных тычинками. Принудительное терминологическое разграничение искусственно расширяет разрыв, который эволюционная морфология призвана преодолеть.

Термины новой морфологии, основанной на теломной и производных от нее теориях, большей частью более точны и однозначны, чем приведенные выше. Но и они в ряде случаев имеют интерпретационный характер или относятся к воображаемым архетипическим структурам, т.е. ничем не лучше терминов классической морфологии. К тому же термины Г. Неймайра [Neumayer, 1924] в современных работах — главным образом Р. Мелвиля и А. Мёзе — не всегда соответствуют первоначальному пониманию [Meeuse, 1972a]. С учетом этого приведу термины, которые применимы к реально существующим современным или ископаемым репродуктивным структурам.

Антоид — брактеатный монандр, моногин или монандрогин.

Антокорм — разветвленное многоосное собрание *гонокладов.*

Гонофилл (андрофилл, гинофилл) — листовидный орган, поддерживающий или несущий моногон(ы) или гоноклад(ы); в понимании Р. Мелвилла — двойной орган из *стегофилла* и эпифильного гоноклада.

Гоноклад (андоклад, гиноклад, андрогиноклад) — собрание коаксиальных репродуктивных единиц (*монандров, моногинов* или тех и других).

Моногон (монандр, моногин) — единичный репродуктивный (пыльцевой, семенной) орган.

Полиандр (полигин) — собрание монандров (моногинов).

Стегофилл — брактея, частично сросшаяся с поддерживаемым органом (в более специфическом смысле — листовидная часть *гинофилла*).

ИСТОРИЧЕСКИЙ ОЧЕРК

Поскольку почти каждый маститый ботаник на протяжении последних 150 лет считал своим долгом высказаться в печати по поводу происхождения покрытосеменных, то литература такого рода практически необозрима. Если же мы обратимся к основным филогенетическим и морфологическим идеям, то их вполне можно изложить на нескольких страницах. Проблема происхождения возникла — задолго до появления дарвиновской теории эволюции — в связи с истолкованием морфологического строя цветкового растения, попытками гомологизации основных органов. Первым шагом в этом направлении была филломная теория (все органы — превращения листа), выдвинутая И.В. Гёте [Goethe, 1790] и развитая А. Декандолем в двадцатых годах XIX в. [De Candolle, 1827]. В философском плане Гёте был последователем Платона и Спинозы. Для него все растения были отражениями единой философской сущности (эйдоса, или архетипа), воплощенной в идеальном "предрастении" — Urpflanze (Гёте допускал взаимные превращения листьев и флоральных органов, но эта часть его теории была, по-видимому, забыта).

Влияние идей Гёте и Декандоля на последующее развитие морфологии растений трудно переоценить. В течение почти двух столетий не только вся репродуктив-

ная сфера с завидным упорством истолковывалась как совокупность модификаций листа, но и предка цветковых неизменно представляли себе как Urpflanze, обладателя всех признаков в их примордиальном (листоподобном) состоянии. В соответствии с этим возникли первые представления о примитивности — производности признаков. Примитивным был признан моноклинный цветок с большим непостоянным числом ациклически расположенных частей и постепенным переходом от околоцветника к андроцею. Далее эволюция должна была следовать главным образом по пути редукции — ведь архетип, в сущности, высшая ступень. Цветки с небольшими числом частей, диклинные или без околоцветника стали называть редуцированными. Эти чисто типологические представления позднее были провозглашены филогенетическими, хотя и не содержали никакой исторической информации. Они легли в основу серии классификационных систем, начиная с Genera Plantarum Дж. Бентама и Дж.Д. Хукера [Bentham, Hooker, 1862—1883].

Типологической концепции Гёте—Декандоля противостояло значительно менее популярное направление морфологической мысли, которое можно назвать теорией независимого происхождения органов ("sui generis"). Наиболее ярким его представителем на рубеже XIX и XX вв. был Р. Веттштейн. Если его предшественники, как правило, ограничивались внутригрупповым сравнением (цветковых между собой), которого совершенно недостаточно для воссоздания филогении, то Веттштейн прибег к внегрупповому сравнению (цветковых с голосеменными), что позволило ему в методическом плане приблизиться к филогенетическому анализу. Его модель примитивного цветка не была абстрактным сочетанием примордиальных признаков, как у Гёте. Она имела реальный прототип — предцветок эфедры, предполагаемого связующего звена между настоящими цветковыми и голосеменными [Wettstein, 1907].

Эфедроидная теория Веттштейна, неточно называемая псевдантиевой (поскольку она, как показал А. Мёзе, имеет мало общего со взглядами итальянского ботаника Дельпино, предложившего термин "псевдантий" для цветкоподобных соцветий), предполагала возможность продуктивного развития от невзрачных монохламидных "эфедроидных" цветков к более сложным induced раналиевого типа. Таким образом, были созданы кодекс примитивности—производности и организация системы, противоположные декандолевским. Хотя А. Энглер не разделял взглядов Веттштейна в отношении происхождения цветковых от гнетовых, его система [Engler, 1892; Die naturlichen..., 1897—1915], получившая широкое признание, была построена по продуктивному принципу — от простого к сложному.

Таким образом, в начале XX в. соперничество двух школ систематиков было наиболее острым. К этому времени относятся палеоботанические открытия, положившие начало филогенетике растений, опирающейся на исторические факты. Наиболее сенсационным было открытие птеридоспермов — "семенных папоротников", существование которых предсказали У. Уильямсон и А. Потонье в 1887—1899 гг., а затем подтвердили Ф. Оливер и Д. Скотт в 1904 г. Для морфологов декандолевской школы прототипом плодолистика служил спорофилл папоротника с сорусами, от индузиев которых произошли покровы семени. Многие и по сей день называют тычинки и плодолистки спорофиллами, и даже теория происхождения цветковых от папоротников в силу крайнего консерватизма таких авторитетных морфологов, как А. Имс, продержалась до середины нынешнего века [Eames, 1961]. Однако птеридоспермы постепенно склонили чашу весов в пользу примитивных голосеменных в качестве предков [Тахтаджан, 1970]. Их малоизмененные листья, несущие семяпочки, — безусловно более подходящая основа для формирования (тем или иным способом) плодолистика, чем спорофилл папоротника. К тому же гипотеза происхождения от птеридоспермов мало к чему обязывала, поскольку "семенные папоротники" были весьма гетерогенной и неясно очерченной груп-

пой, появившейся и достигшей расцвета в палеозое, за сотни миллионов лет до цветковых, так что в промежутке оставалось сколько угодно времени для всех мыслимых морфологических преобразований.

Открытые Г. Томасом в 30-х годах мезозойские птеридоспермы [Thomas, 1933, 1955], по времени более близкие к появлению цветковых, не имели семяпочек на листьях и по канонам филломной теории меньше подходили на роль предков.

Если птеридоспермы способствовали разработке модели плодолистка, то серьезное филогенетическое исследование природы цветка началось с открытия беннетитов. Их цветковидные органы были описаны еще в 70-х годах прошлого века, но как самостоятельная группа, отдельная от саговниковых, с которыми их долгое время смешивали, они утвердились благодаря работам А. Натгорста [Nathorst, 1902], Дж. Виланда [Wieland, 1906] и Г. Томаса [Thomas, Bancroft, 1913] в первом десятилетии XX в. На основе этих работ была создана *стробилярная теория цветка* [Arber, Parkin, 1907], решительно повлиявшая на исход соперничества между концепциями продуктивной и редукционной эволюции цветковых.

Модель антостробила укрепила позиции школы Декандоля, представленной Ч. Бесси [Bessey, 1897, 1915] и А. Галлиром [Hallier, 1912]. Они стали родоначальниками целой серии все более разработанных систем, достигших формального совершенства в шестидесятых годах [Тахтаджян, 1966; Cronquist, 1968; Thorne, 1968; Hutchinson, 1969] и в дальнейшем подвергшихся лишь незначительной доводке [Cronquist, 1981].

Вместе с системой Веттштейна была отброшена и гипотеза происхождения цветковых от гнетовых. Попытки модифицировать ее [Neumayer, 1929] или примирить с представлением о примитивности многоплодниковых [Karsten, 1918] не имели особого успеха. "Мало осталось морфологов, которые все еще усматривают какие-либо филогенетические отношения между этими двумя группами", — пишет К. Спорн [Sporne, 1974, с. 25]. Но и за беннетитами не сохранилась роль возможных предков, которую отводили им Виланд и Галлир. Уж слишком далеки их семенные органы от традиционной филломной модели плодолистика. Последние десятилетия их соотносят с цветковыми лишь в плане параллелизма, и только отголосок былых воззрений прозвучал в словах Н.А. Буша [1959, с. 151]: "Прямыми предками покрытосеменных беннетиты не были; они представляют коротенькую боковую ветвь развития, отошедшую от вымерших предков покрытосеменных". Хотя "классическая" морфология заняла господствующие позиции отчасти благодаря птеридоспермам и беннетитам, она упорно игнорировала последующие палеоботанические открытия, которые могли бы внести принципиальные коррективы в систему. Дело представлялось так, будто цветковых отделяет от голосеменных все та же зияющая пропасть, которая открылась Декандолю. По Г. Стеббинсу, тайна происхождения цветковых "своей долговечностью обязана главным образом одному смущающему обстоятельству: ископаемых остатков каких-либо растений, которые могли бы служить приемлемым связующим звеном между покрытосеменными и другими группами сосудистых растений, совершенно не известно. Нам приходится, следовательно, полагаться исключительно на дедукцию и умозаключения" [Stebbins, 1974, с. 198].

В 1925 г. Г. Томас, после десятилетних скрупулезных исследований, опубликовал описание вымершего порядка кейтониевых, по его представлениям, боковой ветви эволюции предковой группы цветковых [Thomas, 1925]. Он выдвинул морфологическую гипотезу развития плодолистика на основе купул кейтониевых, которая была раскритикована и отвергнута ведущими морфологами того времени, посчитавшими ее чрезмерно усложненной в сравнении с элегантной простотой классической модели. Замечу в этой связи, что признание простоты критерием истинности по логике вещей предполагает веру в рациональный план творения, но на практике чаще всего служит лишь демагогическим приемом.

Купулярной модели плодолистика еще предстоит возродиться в связи с изу-

чением птеридоспермов [Long, 1966, 1986], чекановскиевых [Красилов, 1970] и морфологической ревизией современных цветковых [Meese, 1965; Heel, 1981]. Томас же бросил вызов классической морфологии в годы ее безраздельного господства.

В начале 40-х годов была разработана на примере Winteraceae модель кондупликатного плодолистика (продольно сложенный лист), противопоставленная классической инволютной (свернутый лист) и вызвавшая оживленные дебаты [Bailey, Swamy, 1951; Swamy, Periasamy, 1964], хотя ту и другую можно рассматривать как варианты филломной модели.

Между тем, начиная с серии публикаций Р. Кидстона и У. Ланга, описавших древнейшие безлистные сосудистые растения — риниофиты [Kidston, Lang, 1917—1921], филломная теория начала сдавать свои позиции, отступая перед появившейся наконец столь же общей альтернативной теорией — теломной [Zimmerman, 1930, 1952]. В самом деле, поскольку первичные растения не имели листьев, то казалось логичным принять в качестве элементарной структурной единицы голый побег, а не лист. В историческом плане теломную теорию можно соотнести с концепцией органов sui generis, поскольку теломы в их реальном воплощении — как конечные веточки вильчатых побегов (синтеломов) — существовали лишь у риниофитов. Основные органы сосудистого растения современного типа, может быть, возникли на базе теломов независимо друг от друга и прошли длительный эволюционный путь раздельно.

Новая концепция менее всего затронула морфологию цветка — последний бастион филломной теории. Тем не менее и здесь наметились некоторые сдвиги. Было выдвинуто представление о филлоспории и стахиоспории [Lam, 1950 и более ранние работы], логически ведущее к признанию полифилетического происхождения покрытосеменных. После более чем полуторавекового засилия филломной интерпретации гинецея появились полиморфная [Saunders, 1925], пельтатная [Troll, 1932; Baum, 1949; Leinfellner, 1950, 1966] и другие версии карпели. Не будучи, строго говоря, филогенетическими, они показали принципиальную возможность анализа строения гинецея с помощью разнообразных структурных единиц — таких, например, как "плотная" карпель, которая в ходе морфологических преобразований может оказаться внутри полой карпели [Saunders, 1925], — а не одного лишь классического филлома. Теория происхождения карпели от пельтатного или асцидиформного листа с поперечной плацентной зоной (Querzone) выглядит модификацией филломной, но, по существу, более близка купулярной, с меньшей натяжкой объясняющей те же анатомические факты. Поэтому активно проводимая в настоящее время ревизия флоральной морфологии с позиций пельтатной модели [Rohweder, 1967; Endress, 1983; Endress, Sampson, 1983; Erbar, 1983] дает материал для радикального пересмотра традиционных концепций.

Однако более решительный отход от классической теории карпели был инспирирован открытием репродуктивных органов глоссоптерид — доминирующих растений так называемой глоссоптериевой палеозойской флоры южных континентов. Они были первоначально описаны Э. Пламстед как эпифильные моноклинные образования [Plumstead, 1952] и послужили прототипом гонофилла — основной структурой единицы гинецея, состоящей, по теории Р. Мелвиля [Melville, 1960, 1963], из листовидной брактеи (стегофилла) и фертильного побега (гоноклада). Используя относительно новый в те годы метод целых просветленных препаратов гинецея (а не традиционных объемных реконструкций по серийным срезам), Мелвиль опробовал свою модель на представителях различных групп цветковых. Безотносительно к оценке конкретных результатов предпринятой им морфологической ревизии цветка следует признать, что этот исследователь продемонстрировал гораздо более гибкую и разнообразную интерпретацию сложной структуры гинецея, чем в классическом варианте, преодолев также схематизм филло- и стахиоспермной моделей.

Одновременно и на поздних этапах под некоторым влиянием Мелвиля разра-

батывал свою теорию антокорма голландский фитоморфолог А. Мёзе [Meeuse, 1965, 1972 a, b, c]. Антокорм — это многократно ветвящийся репродуктивный побег, несущий брактеатные гоноклады, который целиком трансформируется в "настоящий" цветок (голоантокормоид) или же его боковые гоноклады превращаются в антоиды. Примитивная карпель, по Мёзе, представляет собой слегка модифицированную купулу мезозойских голосеменных (или "фалангу" слившихся купул), тогда как более сложные типы гинецеев могли формироваться путем срастания гинокладов с брактеями, с осью или между собой. Исторически теория антокорма восходит к концепции sui generis, построениям Веттштейна и включает некоторые положения купулярной теории Г. Томаса и А. Лонга. В то же время сосуществование различных типов цветков и гинецеев наводит на мысль о полифилии.

В отличие от морфологов классической школы Мёзе не видит непроходимой пропасти между голосеменными и покрытосеменными и не соглашается с тем, что палеоботанические данные бесполезны для теории происхождения последних. В его построения они легко вписываются.

Мёзе и Мелвиль — одни из немногих нетрадиционно мыслящих морфологов, имена которых проникли на страницы популярных сводок, выдержанных в духе классической морфологии [см., например: Sporne, 1974]. Между тем значительный вклад в переоценку типологических концепций (в особенности карпели) внесли такие исследователи, как Л. Круаза [Croizat, 1964], С. Карлквист [Carlquist 1969], Ч. Стерлинг [Sterling, 1969], Б. Мелионо [Moeliono, 1970], Ш. Таккер [Tucker, 1975, 1981] и в особенности Р. Саттлер [Sattler, 1974a, 1978; Sattler, Perlin, 1981], не считающие, что морфолог должен описывать карпель там, где он не видит ее, только потому, что классическая морфология требует этого. При непредвзятом подходе обнаруживается изрядное количество акарпеллятных цветковых.

Несмотря на значительный прогресс фитоморфологии, в систематике антофитов пока сохраняются традиционные установки, попытки пересмотра которых предпринимают лишь немногие исследователи [Heslop-Harrison, 1958; Тихомиров, 1972; Хохряков, 1975; Philipson, 1974]. В то же время современной систематике приходится считаться также с цитологическими, кариологическими и биохимическими данными, которые нередко указывают на гетерогенность морфологических таксонов и не подтверждают филогенетических отношений (в частности, статуса магнолиевых в качестве исходной группы), постулируемых редукционной теорией [Bate-Smith, 1972; Boulter et al., 1972; Ratter, Milne, 1973; Kubitzki, 1973; Благовещенский, 1975; Martin, Dowd, 1984]. Резко возросло филогенетическое и таксономическое значение палинологии — пожалуй, самой процветающей области морфологических исследований [Куприянова, 1969; Van Campo, 1971; Walker, 1974a,b].

И наконец, заметно активизировались палеоботанические исследования. Их наиболее значительные результаты, полученные до 1980 г., обобщены в книге Н. Хьюза [Hughes, 1976], которая и сейчас актуальна. Благодаря нетрадиционно конструктивному подходу к решению эволюционных проблем эта книга продолжает оставаться актуальной, хотя прирост данных за последние пять лет превысил все, что было сделано ранее. Они заключаются главным образом в открытии и описании новых групп голосеменных с ангиоспермоидными признаками [Красилов, 1968; Krassilov, 1975, 1981, 1986; Schweitzer, 1977], изучении древнейших покрытосеменных методами листовой морфологии [Doyle, Hickey, 1972], кутикулярного анализа [Красилов, 1969; Krassilov, 1973c; Upchurch, 1984], палиноморфологии, дающей исключительно ценный материал для филогенетических построений и определения хронологии эволюционных событий [Muller, 1970; Doyle, 1973; Hughes, 1981; Walker, Walker, 1984], палеокарпологии [Knobloch, Mai, 1986]. Особо отмечу ставшие уже не столь редкими находки флоральных органов и целых цветков [Вахрамеев, Красилов, 1979; Dilcher, Crane, 1984; Crane, Dilcher, 1984; Krassilov et al., 1983; Friis, 1983, 1984, 1985; Friis, Scarby, 1981, 1982].

И наконец, с развитием геохронологии и палеоэкологии появилась возможность выдвижения проверяемых гипотез о месте, времени и условиях возникновения цветковых — до сих пор наиболее спекулятивных аспектах филогенетической теории.

Быстро накапливающиеся палеоботанические данные еще предстоит осмыслить. Поскольку получают их исследователи, воспитанные в духе классической морфологии, то на каком-то этапе сложилось впечатление, что они год от года и даже день ото дня [Cronguist, 1974] все убедительнее подтверждают эту концепцию. Однако действительная ситуация представляется мне гораздо более сложной и противоречивой.

МАТЕРИАЛЫ И ИССЛЕДОВАНИЯ АВТОРА

Каким бы скромным ни был мой личный вклад в проблему происхождения покрытосеменных, краткое изложение результатов моих исследований, надеюсь, поможет лучше понять эту книгу. "Проклятая тайна" увлекла меня еще в студенческие годы и несомненно повлияла на выбор первого объекта исследований — раннемеловой флоры Приморья, откуда А.Н. Криштофович [1929] описал одно из первых покрытосеменных — "Aralia" lucifera. Предстояло изучить около шестидесяти крупных и мелких местонахождений, разбросанных по территории Партизанской и Раздольненской угленосных впадин, а также по побережьям Амурского и Уссурийского заливов. Уже мой первый полевой сезон 1961 г. дал два новых местонахождения листьев раннемеловых цветковых в долине р. Раздольной и на побережье Уссурийского залива [Красилов, 1965]. Позднее в аптских отложениях западного берега Амурского залива были найдены плодоподобные образования Onoana nicanica, сопоставимые с незадолго перед тем описанными из Калифорнии. Эти находки пополняли сведения о первых цветковых, известных тогда всего из трех-четырех мест.

Завершив обработку приморской раннемеловой флоры [Красилов, 1967], я обратился к богатейшим юрским и нижнемеловым местонахождениям Буреинского бассейна в Хабаровском крае, сведениями о которых мы обязаны главным образом О. Гееру, В.Д. Принаде и В.А. Вахрамееву. Буреинский бассейн располагается в верховьях р. Буреи, в береговых обрывах которой и по главным ее притокам — Ургалу, Чегдомыну, Дубликану, Иореку выходят флористические слои, насыщенные хорошо сохранившимися растительными остатками. К этому бассейну тяготеет расположенная южнее Тырминская впадина, также содержащая известные местонахождения ископаемых растений. Меня привлекали здесь в первую очередь чекановскии — вымершие растения, которые издавна числились среди гинкговых, хотя еще в 1951 г. английский исследователь Т. Гаррис указал на своеобразие их семенных органов — двустворчатых купул, совершенно несвойственных гинкговым.

Мне удалось довольно полно охарактеризовать различные органы этих растений, причем оказалось, что они имеют определенное (скептик сказал бы — некоторое) отношение к происхождению покрытосеменных. У позднеюрских чекановскиевых р. Буреи были обнаружены не только купулы, но и рыльцевые гребни, которых нет у их среднеюрских предшественников. В сущности, это первый и пока единственный случай, когда эволюционное развитие органа в направлении покрытосемянности прослежено от вида к виду в пределах одного рода [Красилов, 1968, а, б].

Опираясь на исследования по морфологии чекановскиевых, я предположил, что так называемая кондупликатная карпель "примитивных" покрытосеменных в действительности представляет собой двустворчатую, или, иными словами, ценокарпную, завязь из двух открытых, не вполне сросшихся карпелей [Красилов, 1970]. Одновременно были рассмотрены проблемы гомологии покровов семяпочки и нуцеллуса у голосеменных и покрытосеменных, развитие которых представлялось мне циклическим процессом присоединения новых покровных образований и их редукции

под воздействием противоречивых требований к ним как органам защиты и распространения.

Однако по мере того как обработка буреинской флоры продвигалась, появлялись новые претенденты на роль протокарпели. У Dirhopalostachys, рода, описанного в рукописи безвременно скончавшегося палеоботаника В.Д. Принады, я обнаружил семяпочки, заключенные внутри купул с вентральным швом, напоминающих листовку [Krassilov, 1975]. Они указывали еще один — независимый от чекановскиевых — путь формирования карпели и наводили на мысль о полифилетичности этого органа.

Происхождение покрытосеменных теперь представлялось мне сложным процессом, в который были вовлечены различные группы мезозойских голосеменных, параллельно вышедшие на промежуточный уровень проангиоспермии и образовавшие "морфофонд" — совокупность морфологических признаков и потенций, передававшихся в различных сочетаниях исходным линиям цветковых [Krassilov, 1977a].

Кроме чекановскиевых и диропалостахиевых, к проангиоспермам следовало причислить кейтониевых — небольшую вымершую группу, открытую английским палеоботаником Г. Томасом. Я мог составить более полное представление о кейтониевых благодаря находке пыльцевых органов на р. Тырме и материалам из классических местонахождений, любезно предоставленным Т. Гаррисом и М. Рейманувной. Мои наблюдения свелись к тому, что плацентация семяпочек у кейтонии была скорее базальной, чем париетальной, сами семяпочки были двупокровными (внутренний интегумент ранее описывали как "алейроновый слой"), пыльцевые зерна — переходными от одномешковых к двумешковым, причем они нередко задерживались в каналах столбиков, соединявших семяпочки с рыльцеподобным отверстием купулы [Krassilov, 1977a,b, 1984].

Единственной современной группой растений, по ряду признаков переходной между голосеменными и покрытосеменными, издавна считались гнетофиты (оболочкосеменные), однако их эволюционная история до последнего времени оставалась совершенно неизученной, и они в этом смысле представляли гораздо более непроницаемую тайну, чем цветковые. Изучение репродуктивных органов Hirmerella из юры Польши по материалам М. Рейманувны и М.П. Долуденко показало, что это весьма широко распространенное в мезозое растение (с пыльцой типа Classopollis) ближе к гнетофитам, чем к хвойным, к которым его привычно относили [Krassilov, 1982, 1984]. Ряд последовавших за этой находок подтвердил статус гнетофитов как доминирующей мезозойской группы. Часть из них происходит из юры Восточной Сибири и нижнего мела Забайкалья, над изучением ископаемой флоры которых я работал совместно с Е.В. Бугдаевой. Знаменитое местонахождение Усть-Балей на правом берегу р. Ангары выше Иркутска дало первые материалы по юрской флоре Сибири, описанные в прошлом веке О. Геером [Heer, 1876]. Оно затем неоднократно посещалось палеоботаниками, однако полной таксономической ревизии проведено не было, как не было, в сущности, и значительных дополнений к первоначальному списку видов. Некоторые определения Геера были пересмотрены В.Д. Принадой, причем в их число попали предполагаемые гнетофиты "Ephedrites" и цветковые "Kaidacarpum", которые этот исследователь отнес к тривиальным мезозойским родам Schizolepis и Equisetostachys, не имеющим ничего общего ни с гнетофитами, ни с цветковыми.

Мы собрали большую коллекцию этих растений и смогли установить, что они принадлежат вымершему роду гнетофитов, сходному по впервые найденным листьям с эфедрой, а по женским репродуктивным органам — с вельвичией. В самом богатом забайкальском местонахождении раннемеловых растений возле урочища Байса в верховьях р. Витим московские палеоэнтомологи обнаружили чрезвычайно своеобразное растение, названное мною Eoantha herikhinii [Krassilov, 1986]. Это миниатюрный цветкообразный семенной орган с пыльцой типа

Ephedripites в пыльцевых камерах семяпочек, сочетающий признаки гнетофитов и цветковых, — быть может, долгожданное связующее звено, которое, однако, очень нуждается в дальнейшем изучении.

И наконец, список гнетофитов пополнился еще одним не менее оригинальным родом Dinophyton из верхнего триаса юго-запада США, установленным американским палеоботаником С. Эшем, который любезно предоставил материалы, позволившие мне впервые изучить строение семяпочек и пыльцевых органов, уточнить интерпретацию всего растения и выявить его филогенетические связи как с палеозойскими птеридоспермами (каламопитиевыми), так и с более поздними гнетофитами.

Хотя все эти материалы относятся в первую очередь к истории гнетофитов, теперь уже не представляющейся белым пятном, они небезразличны и для поисков эволюционных корней цветковых. И динофит, и эоанта демонстрируют возможные исходные типы предзавязи и предтычинки.

Забайкальскому местонахождению Байса мы обязаны еще одной находкой, во многом изменившей сложившиеся представления об эволюционных потенциях близкой гнетофитам группы беннетитовых. Речь идет о Baisia hirsuta [Krassilov, Bugdaeva, 1982], внешне напоминающей плод пушицы, но рассматриваемой в то же время как крайний член редукционного ряда в эволюции гинецея беннетитов, сросшиеся межсеменные чешуи которых образуют подобие пестика с единственной базальной семяпочкой, по-видимому развивающейся из флорального апекса.

Дополнительные сведения о беннетитах, относящиеся к нашей теме, были получены при изучении раннемеловой флоры Монголии по сборам советско-монгольской палеонтологической экспедиции. В местонахождениях Манлай и Гурван-Эрен были найдены листья Otozamites lacustris, из жилок которых удалось отмацерировать членики сосудов — еще один наряду с мезогенными устьичными аппаратами ангиоспермный признак [Krassilov, 1978, 1982]. В этой флоре есть также ряд пока недостаточно изученных ангиоспермоидных форм, подтверждающих представление о центральноазиатском центре ангиоспермизации.

Обрабатывая юрско-раннемеловые флоры, еще не содержащие настоящих покрытосеменных и поставляющие сведения главным образом о проангиоспермах, я одновременно собирал материал по геологически более молодым флорам, состоящим в значительной мере из цветковых. Среди них на Дальнем Востоке наиболее известны гиляцко-ороченская флора Северного Сахалина, происходящая из ряда местонахождений вдоль побережья Татарского пролива, и цагаянская флора со склонов Белой Горы в низовьях р. Буреи. Их изучение связано с именами О. Геера и А.Н. Криштофовича. В свое время эти флоры служили основными вехами как в познании меловой флоры восточной Азии, так и в становлении отечественной палеоботаники, руководимой Криштофовичем. Этот исследователь, однако, не смог довести до конца обработку сахалинской и цагаянской флор. Их описание было опубликовано после его смерти в соавторстве с Т.Н. Байковской [Криштофович, Байковская, 1960, 1961], вклад которой ограничился исключением нескольких наиболее интересных видов, установленных Криштофовичем в 20-х годах. Требовалась радикальная таксономическая ревизия той и другой флоры с применением современных палеоботанических методов.

Мне впервые удалось получить препараты кутикулы листьев цветковых из сахалинских и цагаянских местонахождений, показавшие, что определения по морфологическим признакам, и в частности отнесение к современным родам, по большей части недостоверны. Представление о появлении уже в меловом периоде разнообразных современных родов, с которым в значительной мере была связана "проклятая тайна", оказалось ошибочным [Красилов, 1969; Krassilov, 1973c].

Определения листовых остатков по системе современных цветковых настолько искажали картину ранней эволюции этой группы, что казалось целесообразным перейти на чисто морфологическую индуктивную классификацию, первый вариант

которой был опубликован вместе с обработкой меловой флоры Сахалина [Красилов, 1979]. Наряду с морфотипами, для которых можно предположить семофилетические связи с листьями более поздних антофитов, были выявлены архаичные формы листовых пластинок, возможно унаследованные от проангиоспермов из группы Sagenopteris—Imania—Scoresbya.

В ряде случаев удавалось связать изолированные органы и получить относительно полные характеристики доминирующих родов древних цветковых, в частности Trochodendroides—Trochodendrocarpus—Trochodendrospermum и "Platanus"—Steinhauera—Carinalaspermum—Tricolpopollianthus. У последнего были описаны пыльцевые зерна in situ — первые такого рода данные о меловых—раннепалеоценовых антофитах [Красилов, 1976].

Дальнейшие сведения были получены благодаря сотрудничеству с В.А. Вахрамеевым и П.В. Шилиным, сделавшими множество интереснейших флористических находок в меловых отложениях Казахстана. К ним относятся в первую очередь удивительные пестичные органы Caspiocarpus из среднего альба, сохранившиеся вместе с прицветными листьями Hyrcantha из тех же слоев, а также соцветия Taldysaja и Sarysua из верхнего мела. Каждое из них представляет особую линию ранней эволюции цветковых [Вахрамеев, Красилов, 1979; Krassilov et al., 1983].

Мои интересы в области биостратиграфии, геотектоники, геологической истории мелового периода и общей теории эволюции помогли в исследовании различных — палеогеографических, хронологических, общеэволюционных — аспектов проблемы происхождения цветковых. В ряде работ [Красилов, 1975; Krassilov, 1973, 1977а, 1984] я пытался обосновать представление о проангиоспермах — носителях морфофонда ангиоспермоидных признаков, об ангиоспермизации как сложном процессе, охватывающем ряд эволюционных линий и, в свою очередь, входящем составной частью в эволюцию биосферы, взаимодействуя с другими ее живыми и косными компонентами, о потенциальной полноте палеонтологической летописи, понять указания которой нам подчас мешает предвзятость консервативного типологического мышления. Эти соображения легли в основу настоящей книги.

ГЛАВА 2

АНТОФИТЫ — АНАЛИЗ МОРФОЛОГИЧЕСКОГО СТРОЯ

Антофиты доминируют в большинстве наземных, пресноводных и литоральных растительных формаций. Число видов антофитов, по средним оценкам, около 300 000 (тогда как голосеменных менее 1000). Связующими во всем этом многообразии считаются некоторые признаки вегетативной и репродуктивной сферы, встречающиеся у части цветковых и так или иначе экстраполируемые на весь класс в качестве исходных.

Названия "покрытосеменные" и "цветковые" обычно считают синонимичными, подразумевая, что растения, семяпочки которых укрыты в пестике, должны быть наделены также и цветком. Если пестику не сопутствуют никакие другие цветочные органы, то предполагается, что они утрачены. Таков типологический образ мыслей, привитый классической морфологией. Отправной точкой служит "типичное" цветковое (покрытосеменное) растение с сосудами, ситовидными трубками, многопорядковым сетчатым жилкованием листьев, "обоеполым" дихламидным цветком, восьмиядерным зародышевым мешком, двойным оплодотворением. Морфологическое исследование, в сущности, сводится к тому, чтобы распознать этот архетип за всеми вторичными изменениями, которые он претерпел в каждом конкретном случае. Если теперь сравнить его с "типичным" голосеменным расте-

нием, то неизбежно разверзнется морфологическая пропасть, на дне которой — "проклятая тайна". Более перспективный путь, по-видимому, заключается в том, чтобы, отказавшись от мысли, будто отправная точка нам известна заранее — ведь мы ее только ищем, — сопоставить все многообразие цветковых со всем многообразием голосеменных. В этом разделе мы лишь наметим основные позиции, по которым будет проведено сопоставление.

ВЕГЕТАТИВНАЯ СФЕРА

Наверное, самая примечательная особенность покрытосеменных — исключительное разнообразие жизненных форм, с которым не может соперничать ни одна другая группа растений; оно обеспечило им господствующее положение в растительном мире. К ним относятся самые высокие (эквалипты, до 150 м), самые длинные (ротанги), самые массивные (баниан) и самые мелкие (Wolffia, менее 2 мм) из высших растений. Они не только исчерпали репертуар жизненных форм, свойственный всем голосеменным, вместе взятым, но и значительно расширили его (основная жизненная форма голосеменных — лептокаульное дерево или кустарник, реже встречаются пахикаульные и брахикормные древесные формы, кустарнички, лианы, среди вымерших кордаитовых — галофиты с воздушными корнями, среди беннетитовых, возможно, геофиты). Есть цветковые, похожие на водоросль или на скопление грибных нитей, и только цветок, неожиданно гигантских размеров (Rafflesia), выдает их систематическую принадлежность. Есть и такие, которые полностью лишены хлорофилла и перешли на гетеротрофное питание, как бы покинув растительный мир. Все эти крайности связывают, разумеется, с высокой специализацией.

Эволюционные соотношения древесной и травянистой форм роста дискуссионны: как развитие от деревьев к травам, так и противоположный путь имеют своих сторонников [Цвелев, 1975, 1977]. По крайней мере, в ряде случаев допустимы встречные тенденции, как нельзя исключить и независимое происхождение разных жизненных форм от неантофитных предков [Meeuse, 1967, 1975a]. В эволюции трав решающую роль играли не столько неотенические процессы, сколько ускорение смены частей и геофилия [Серебрякова, 1983].

Травянистая форма более характерна для однодольных, причем травянистые двудольные нередко производят заметное количество вторичных тканей, тогда как древесные однодольные отличаются своеобразным характером вторичного роста (см. ниже). Их не защищенные чешуями почки возобновления наводят на мысль о геофитной или гидрофитной исходной форме [Sporne, 1974].

КОРЕНЬ

Хотя у большинства цветковых различима традиционная триада: корень — стебель — лист, некоторые легко жертвуют тем или другим ее членом. Так, среди паразитических и водных цветковых известны формы, лишенные корней. В ряде случаев корни берут на себя укрепляющую, запасающую, гаусториальную и даже фотосинтетическую функции. Многие тропические цветковые имеют опорные и свисающие воздушные корни. Дыхательным корням мангров свойствен негативный геотропизм, встречающийся среди голосеменных у саговниковых.

В корневой системе в одних случаях доминирует стержневой корень, развивающийся из корешка проростка, в других (чаще у однодольных) — придаточные корни.

В развитии тканей корня различают несколько типов, может быть имеющих некоторое филогенетическое значение. Центральный цилиндр, первичная кора и корневой чехлик развиваются из отдельных или из общих инициалей. Последний тип чаще встречается у голосеменных, и его считают первичным [Эзау, 1980]. У двудольных дистальная группа инициалей дает начало корневому чехлику и дер-

матогену (предшественнику эпидермиса), тогда как у однодольных дерматоген дифференцируется как наружный слой первичной коры (периблемы), а меристема чехлика образует обособленный слой, называемый калиптрогеном.

Меристематическая зональность по принципу Körper—Kappe выражается в различной ориентировке клеточных делений, которые на продольных срезах дают конфигурацию Т или У, обращенных к кончику (Körper) или от него (Kappe). Положение границы этих зон имеет определенные таксономическое значение (у сережкоцветных и в некоторых других группах — между первичной корой и центральным цилиндром, как у голосеменных; у большинства двудольных — между эпидермисом и первичной корой, у однодольных чаще между эпидермисом и чехликом), но может варьировать в пределах семейства и даже индивидуально [Sporne, 1974].

По числу протоксилемных полюсов выделяют пять типов корней — диархные, триархные, тетрархные и полиархные, причем последний тип характерен для однодольных, у большинства же двудольных стержневой корень тетрархный, а боковые — диархные или триархные. По этим признакам также отмечается индивидуальная изменчивость.

Созревание древесины корня обычно экзархное в противоположность эндархному у стебля. У двудольных стелярная система корня более примитивна, чем стебля, большей частью актеностелическая, членики сосудов более длинные и трахеидоподобные, тогда как у однодольных сосуды появляются в метаксилеме корня и зачастую не распространяются за его пределы.

СТЕБЕЛЬ

Стебель покрытосеменных, пожалуй, более изменчив, чем какой-либо другой орган. Наряду с прямостоячими чрезвычайно широко распространены стелющиеся, ползучие, лазающие, вьющиеся, подземные, плавающие стебли разных типов, лишь немногим из которых находятся аналоги у наиболее специализированных голосеменных (кедровый стланик, птеридоспермовые и гнетовые лианы, полуподземные клубневидные стебли некоторых саговниковых и вельвичии). Осевые органы покрытосеменных нередко берут на себя основную фотосинтетическую функцию, образуют кладодии, как и у некоторых хвойных.

Апикальная меристема двудольных слоистая и обычно организована по типу туника—корпус, т.е. в ней различима внешняя зона клеток, делящихся только антиклинально, и внутренняя с разнонаправленными делениями. Такое же строение апикальной меристемы имеют гнетовые и араукариевые. В то же время у однодольных деление на тунику и корпус менее четкое. В некоторых случаях туника как особая зона не выражена или не отграничена от корпуса. Многослойная туника считается производной от более обычной двухслойной, но вообще этот признак неустойчив.

Среди древесных покрытосеменных выделяют два типа — пахикаульный и лептокаульный (дословно толстоствольный и тонкоствольный, хотя различия заключаются не столько в толщине, сколько в характере роста и ветвления). Лептокаульные деревья обычно имеют обильно разветвленную крону, ветви которой образуются из пазушной меристемы, связанной с апикальной меристемой или отделенной от нее разделительной меристемой. У пахикаульных деревьев крона не разветвлена или ее ветвление носит нетипичный характер, пазушные почки не образуются. В ряде случаев прямостоячий стебель является частью симподиальной системы, развившейся из адвентивных почек у его основания.

Лептокаульным деревьям, как цветковым, так и хвойным, свойствен вторичный рост за счет васкулярного камбия и феллогена, тогда как пахикаульный ствол утолщается благодаря активности первичной меристемы утолщения, тесно связанной с нею меристемы вторичного утолщения и диффузного роста.

Пахикаульная форма характерна для однодольных, среди которых межпучковый камбий развит главным образом у лилейных, причем лишь у двух видов он

участвует в утолщении [Chakroun, 1983]. У большинства древесных форм меристема первичного утолщения образует широкую зону вблизи апекса, а камбиальная зона (латеральная меристема вторичного утолщения) развивается в непосредственной связи с нею между проводящими тканями и корой, образуя вторичные ткани центрипетально. Возникает относительный континуум первичных и вторичных проводящих и паренхимных тканей [Diggle, De Mason, 1983] или же относительно обособленные системы центральных и кортикальных пучков.

Аналогичный способ утолщения встречается у Piperales, Aristolochiaceae и в немногих других группах двудольных с так называемым аномальным вторичным ростом. У центросеменных описано несколько типов аномального утолщения, в основном за счет добавочных камбиальных колец или дуг, продуцирующих вторичную межпучковую ткань [Тимонин, 1988). Эпитет "аномальный", по-видимому, подразумевает производность, отклонение от исходного типа, хотя действительные филогенетические взаимоотношения между "типичным" и "аномальным" ростом могут быть обратными [Meeuse, 1975]. Стоит вспомнить в этой связи, что "аномальный" рост свойствен саговниковым, беннетитовым и гнетовым.

Проводящая система цветковых характеризуется развитием своего рода трубопроводов — сосудов и ситовидных трубок. Однако представители семейств Winteraceae, Trochodendraceae, Tentracentraceae, Nymphaeaceae и Ceratophyllaceae, а также Sarcandra из хлорантовых и отдельных Monimiaceae — всего десять родов — имеют гомоксильную древесину без сосудов*. По другим ксилотомическим признакам они не образуют гомогенной группы. В частности, гомоксильные Drimys по характеру утолщения трахеид ближе к сережкоцветным, чем к другим магнолиевым [Greguss, 1982]. В то же время сосуды известны у Selaginella, Pteridium, Eguisetum [Bierhorst, 1958], среди голосеменных — у беннетитовых, по крайней мере в проводящих пучках листьев [Krassilov, 1978, 1984], и гнетовых. Представление о негомологичности сосудов антофитов, развившихся на основе спиральных или лестнично-сетчатых трахеид, и гнетовых, происходящих от точечных трахеид, в течение многих лет служило доводом против родства этих групп, неизменно повторяемым во всех учебных текстах, пока детальное исследование радиальной поровости и перфорационных пластинок Gnetum не показало полную его несостоятельность [Muhammad, Sattler, 1982]. Представления об эволюции проводящих элементов основываются как на данных по предположительно примитивным гомоксильным антофитам, так и на изучении онтогенетической последовательности различных типов трахеид и члеников сосудов. У гомоксильных Trochodendron и Tetracentron трахеиды с растянутой спиралью утолщений предшествуют спиральным с низкой сжатой спиралью, лестничным и точечным с окаймленными порами. Та же серия у более прогрессивных родов завершается растворением поровых мембран. Узкие трахеидоподобные членики сосудов со скошенными окончаниями могут предшествовать широким, коротким, усеченным; наклонные, лестничные и сетчатые перфорационные пластинки — поперечным простым и концевой поре. Впрочем, филогенетическая последовательность может оказаться не столь определенной, не исключено одновременное появление разных типов перфорационных пластинок.

Признаки сосудов, считающиеся производными, нередко сочетаются с ярусной древесиной и редукцией диффузной апотрахеальной (не связанной с сосудами) осевой паренхимы. Специализация ксилемы (подтверждаемая онтогенетической последовательностью) в ряде случаев выражается также в гомогенизации структуры лучей. Сочетание однорядных и многорядных разноклеточных лучей, как у

*Sarcandra (Chloranthaceae) также относили к гомоксильным цветковым, но в последнее время у нее обнаружены сосуды в метаксилеме стебля (Takahashi A. // Bot. Mag. Tokyo. 1988. Vol. 101. P. 387).

Winteraceae, считается примитивным [Эзау, 1980], хотя не исключены и встречные тенденции.

Специализация ситовидных трубок, как и сосудов, по-видимому, заключалась в укорочении члеников, уменьшении наклона концевых стенок, развитии простых ситовидных пластинок, которые все больше отличаются от боковых ситовидных полей. Ситовидные элементы Austrobaileya и Winteraceae, у которых концевые и боковые ситовидные поля имеют одинаковое строение, некоторые исследователи считают ситовидными клетками (как у голосеменных), а не члениками ситовидных трубок, хотя по пластидам S-типа и флоэмным белкам они не отличаются от других представителей магнолиевого комплекса [Friis, Dute, 1983; Behnke, 1986].

Основные различия флоэмы цветковых и голосеменных заключаются в синтезе флоэмного белка (его нет у злаков), дегенерации клеточных ядер путем хроматолиза (тоже с исключениями) и дифференциации клеток-спутников, которые у Austrobaileya не всегда развиты [Behnke, 1986]. Клетки-спутники связаны плазмодесмами с ситовидными элементами. У Winteraceae они короткие, часто по одной на ситовидную клетку [Esau, Cheadle, 1984]. У голосеменных аналогичные метаболические функции выполняют альбуминовые клетки, но они в большинстве случаев негомологичны клеткам-спутникам, которые образуются из тех же инициалей, что и ситовидные элементы. По взаимному расположению ксилемы и флоэмы различают несколько типов пучков, из которых для двудольных наиболее обычен коллатеральный, а для однодольных — концентрический амфивазальный (ксилема окружает флоэму). Последние характеризуются также атактостелическим строением проводящей системы с рассеянными крупными и мелкими пучками, причем центральные пучки протягиваются через весь стебель, ответвляя листовые следы, а периферические могут слепо оканчиваться в коре. Некоторые исследователи, впрочем, подвергают сомнению соответствие проводящей системы стебля однодольных атактостеле папоротников [Meeuse, 1975b]. Может быть, она в самом деле ближе расчлененной моностеле медуллозовых птеридоспермов, также похожей на атактостелу.

Стеблевые пучки с отходящими от них листовыми следами образуют ряд независимых или соединенных между собой симподиев и соответственно открытую или закрытую проводящую систему. Последняя более характерна для травянистых растений. В онтогенезе ей иногда предшествует открытая, как у Clematis. Структура узла — один из наиболее дискуссионных моментов сравнительной анатомии. Долгое время первичным считали трехлакунный узел [Sinnott, Bailey, 1914], затем мнение большинства склонилось в пользу однолакунного с одним или двумя пучками [Bailey, 1956; Namboodiri, Beck, 1968]. Есть сторонники и у многолакунного узла [Тахтаджян, 1970]. В зависимости от выбора исходного состояния эволюция нодальной анатомии представляется как редукция, слияние лакун и пучков или, наоборот, амплификация и(или) расщепление. Для решения этой проблемы чаще всего прибегают к методу корреляций. Так, трехлакунный узел сочетается с развитием прилистников — примитивной чертой по А. Кронквисту [Cronquist, 1968], но производной по А.Н. Тахтаджану [1970] и Г. Стеббинсу [Stebbins, 1974], однолакунный с двумя пучками, характерный для 60% семейств двудольных, — с простыми цельными листьями, имеющими перистое жилкование. Многие считают этот тип листа первичным. Далее, гомоксильные двудольные (без сосудов) большей частью имеют узлы этого типа. У примитивных по ряду признаков Austrobaileya и Ascarina узлы однолакунные, причем два листовых следа отходят от разных симподиев, как у Ginkgo biloba и некоторых видов Ephedra, и вступают в среднюю жилку раздельно или сливаются в ее дистальной части. Однолакунные узлы с разным числом пучков характерны для Hamamelidales, Juglandales, Myricales и других отрядов Hamamelididae [Bisht et al., 1983], однолакунные с двумя следами — для различных Ranunculaceae, Cruciferae, Compositae, Mimosoideae [Satija et al.,

1985]. В то же время отмечается корреляция однолакунного следа с декуссатным листорасположением (Austrobaileya, Chloranthaceae и другие), производным по мнению большинства (но не Стеббинса [Stebbins, 1974]). За многолакунный след стоят главным образом те, кто считает самой примитивной группой цветковых Magnoliaceae или не допускает иного пути эволюции, кроме редукционного. Я думаю, что это весьма типичная ситуация.

ЛИСТ

Листья цветковых, от гигантских, как у пальм, до еле заметных, с возрастом отмирающих, как у казаурины, чрезвычайно разнообразны по расположению и форме. Наряду со спиральным обычно мутовчатое листорасположение, и в частности декуссатное, которое онтогенетически может предшествовать спиральному [Ляшенко, 1975]. Некоторое отношение к вопросу о первичности или производности филлотаксиса имеет то обстоятельство, что семядоли по большей части супротивны, а первый лист развивается в плоскости, перпендикулярной им, хотя последующее листорасположение может быть двурядным [Guédès, Dupuy, 1981]. Обычны гетеробластия, диморфизм листьев длинных и укороченных побегов, плавающих и погруженных, низовых и верховых.

Листья могут состоять из черешка и пластинки, из одной пластинки или из одного черешка, могут быть преобразованы в запасающие органы, усики и даже (у насекомоядных растений, которых насчитывается около 500 видов) в различного типа ловушки с клапанами и щупальцами. Наряду с такой изменчивостью некоторые листовые признаки весьма устойчивы в пределах семейств и отрядов. Многие формы листовых пластинок цветковых — простые с перистым жилкованием, лопастные, перисто, и пальчато-сложные, линейные, чешуевидные — имеют близких аналогов среди листьев современных или вымерших голосеменных. Наряду с ними есть формы, присущие лишь антофитам, причем это не только филломы филогенетически молодых групп вроде струговидного листа сложноцветных, но и рано появляющиеся в геологической летописи пельтатные или двоякотройчатые листья характерные для отдельных древних семейств (Nymphaeaceae, Menispermaceae, Platanaceae, Paeoniaceae и др.). Также стоит обратить внимание на распределение листовых форм между подклассами. Например, граминоидный тип влагалищного лигульного листа свойствен только однодольным, которые в то же время не имеют перистых листьев (у пальм листья сегментированы разрывами простой складчатой пластинки), а их пальчатые листья, возможно, негомологичны такого же облика листьям двудольных (см. ниже).

Традиционное предпочтение флоральных признаков в систематике антофитов заслоняет филогенетические свидетельства листовой морфологии. Перистые листья, например, свойственны в основном Rosidae. По этому признаку Juglandaceae ближе к ним, чем к Hamamelidae, разве что простые листья последних производны. Вопрос о первичной форме листа обычно решается на основе внутригруппового сравнения под влиянием тех или иных предвзятых филогенетических представлений. Так, сторонники примитивности магнолиевых, естественно, считают первичным простой лист с перистым жилкованием, хотя этот морфотип вообще характерен для деревьев влажного тропического леса независимо от их эволюционного статуса. За пределами класса такие листья известны у Gnetum и (в первом приближении) у глоссоптерид, причем в обоих случаях могут рассматриваться как производные.

Аналогичны аргументы в пользу первичности прилистников, которые у производных форм могли трансформироваться в почечные чешуи [Foster, Gifford, 1974] или нектарники [Rüffle, 1980b]. Противники этой точки зрения, прибегая к межгрупповому сравнению, ссылаются на отсутствие прилистников у голосеменных [Тахтаджян, 1970; Stebbins, 1974], что тоже не совсем точно, поскольку образования, аналогичные прилистникам, известны у саговниковых [Stevenson, 1981].

Наряду с подобным примитивным подходом предпринимаются попытки более глубокого анализа листовой морфологии, помогающего лучше понять природу листа антофитов, а следовательно, и его историю. Я имею в виду в первую очередь концепцию кауломно-филломного континуума [Howard, 1974; Sattler, 1974b], включающего и прилистники [Rutishauser, Sattler, 1986], которая объясняет не только относительно редкие случаи эпифилльных филломных выростов [Sattler, Maier, 1977] и репродуктивных побегов, как у Helwingia [Dickinson, Sattler, 1975], но и более обычные проявления кауломных свойств листа. Можно предположить, что в основе многообразия листьев антофитов лежит пластичность кауломно-филломной системы, легкость ее преобразования в простую и сложную, бифациальную и унифациальную пластинки различной морфологии.

По гистологической структуре листья делятся на дорсивентрально уплощенные и латерально уплощенные. Первые обычно имеют бифациальную организацию тканей, вторые — унифициальную, в первых ксилема коллатеральных пучков расположена на адаксиальной стороне, во вторых пучки инвертированы. Различия между ними касаются также характера роста пластинки. У латерально уплощенных унифациальных листьев маргинальный рост ограничен по отношению к адаксиальному (радиальному). Такие листья характерны для однодольных, они в целом более каулоидны, чем листья двудольных. У них также менее четко выражена граница между протодермой, в которой клетки делятся антиклинально, и внутренними слоями — дериватами корпуса.

Кауломные признаки таких листьев наводят на мысль об их принципиальном отличии от типичного дорсивентрального листа. Многие морфологи вслед за Декандолем принимают филлоидную интерпретацию листьев однодольных, производных от черешков двудольных [Henslow, 1911; Arber, 1918]. Их гомологизируют также с основанием листовой пластинки [Kaplan, 1970]. Существуют и другие интерпретации [Knoll, 1948]. Замечу, что филлоидная природа не обязательно предполагает происхождение от черешков двудольных — это могли быть и какие-то проантофиты.

Разнообразные формы листовых пластинок возникают в результате различной активности апикальной и маргинальной (субмаргинальной) меристем, а также интеркалярного разрастания пластинки за счет пластинчатой меристемы, дающей увеличение площади без изменения толщины. Как сложные, так и лопастные (зубчатые) листья отражают в разной степени локализованную активность маргинальной меристемы, из среднего слоя которой дифференцируются жилки. Однако развитие сложного листа может и не подчиняться этой традиционной схеме. Пальчато-сложный лист Tabebuia, например, вначале растет за счет диффузных клеточных делений. Закладка листочков происходит до дифференциации маргинальной меристемы и, следовательно, не имеет отношения к ее фракционированию. Скорее она связана с упреждающим формированием проваскулярных пучков в районе будущей средней жилки [Periasamy, Muruganathan, 1985]. Меристема листочков насчитывает больше слоев, чем маргинальная меристема нерасчлененной пластинки, — все это говорит об их кауломной природе.

Многопорядковое сетчатое жилкование со слепыми окончаниями мелких жилок считают особенностью цветковых. Действительно, структура сетчатого жилкования листьев голосеменных Reticulopteris, Glossopteris, Sagenopteris, Ctenis и других гораздо проще, однако у гигантоптерид и Gnetum внутри ячеек развиты жилки более высоких порядков. В то же время среди цветковых Kingdonia и Circaeaster имеют открытое жилкование с редкими анастомозами — такими же, как у Ginkgo и Stangeria. Как первичный, так и производный характер жилкования этих родов имеют своих сторонников [Foster, Gifford, 1974].

Характер жилкования связан с относительной активностью меристем, формирующих листовую пластинку. В различных вариантах классификации жилок ведущую роль играют соотношение апикального и интеркалярного роста, определяющее

продольный градиент развития боковых жилок, а также деятельность маргинальной меристемы, от которой зависит поведение жилок возле края [Mouton, 1967; Hickey, 1973; Melville, 1976; Красилов, 1979].

В то же время типичное жилкование двудольных с многопорядковой системой ответвлений центральной жилки и полигональными ячейками радикально отличается от типичного параллельного или дуговидного жилкования однодольных с боковыми жилками, независимыми от центральной, поперечными комиссуральными жилками, образующими прямоугольные ячейки без свободных окончаний жилок высшего порядка. У однодольных к тому же наблюдается чередование толстых и тонких жилок, аналогичное дифференциации проводящих пучков стебля, и (у злаков) развитие межпучковых склеренхимных тяжей. Вместе с тем представители семейств Smilacaceae, Philesiaceae, Dioscoreaceae, Stenomeridaceae, Trilliaceae, Taccaceae, главным образом лианы, по жилкованию не отличаются от двудольных [Conover, 1982]. Природа сходства — генетического или конвергентного — в данном случае не вполне ясна.

Более определенно конвергенция между подклассами проявилась в развитии кранц-анатомии у видов с типом фотосинтеза C_4 из пятнадцати семейств двудольных и двух едва ли близкородственных им семейств однодольных, причем типы хлоренхимных обкладок в разных группах, по-видимому, негомологичны [Вознесенская, Гамалей, 1986].

Морфология устьичных аппаратов антофитов более разнообразна, чем у других семенных растений; некоторые типы устьиц имеют таксономическое значение, хотя в то же время нередко наблюдается сочетание разных типов в пределах одного таксона или даже на одном растении. Конфигурация околоустьичных клеток, по которой различают не менее двадцати стоматотипов [Inamdar et al., 1986], зависит от меристематической активности устьичной инициали (меристемоида) и непосредственно примыкающих к ней протодермальных клеток, а также от ориентировки делений. Меристемоид может выступать в роли центра повышенной митотической активности, топографического центра, влияющего на ориентировку околоустьичных клеток, или того и другого. Побочные клетки в первом случае образуются в результате повторных делений самого меристемоида (синдетохейльные, или мезогенные), окружающих клеток (перигенные) или тем и другим способом (мезоперигенные), во втором — из неделящихся окружающих (гаплохейльные, или агенные, называемые также перигенными), в третьем могут быть мезоперигенными и агенными в разных сочетаниях или же они неразвиты. Однозначного соответствия между этими онтогенетическими типами и конфигурацией клеток в зрелом устьичном аппарате (морфологическим типом) не существует, но чаще всего первый тип дает беспорядочное (аномоцитное) расположение околоустьичных клеток, встречающееся в большинстве семейств, второй — различные варианты радиальной (циклической) конфигурации, свойственной как антофитам, так и в особенности голосеменным, третий — радиальную, параллельную оси меристемоида или поперечную ей ориентировку побочных клеток, в частности парацитную и тетрацитную, обычную среди однодольных [Tomlinson, 1974; Rasmussen, 1983], беннетитовых, некоторых птеридоспермов и реже встречающуюся в других группах. Мнение о негомологичности парацитных устьиц цветковых (мезогенные) и беннетитов (перигенные) не подтвердилось: в обоих случаях побочные клетки могут развиваться мезогенно [Krassilov, 1978].

РЕПРОДУКТИВНАЯ СФЕРА

Из самого названия "цветковые" как будто следует, что цветок — обязательный атрибут этой группы. Можно встретить даже такое определение: цветок — это орган цветковых растений. В самом деле, если раньше цветками без особого разбора называли многие собрания репродуктивных органов, то в последнее время

его применяют только к покрытосеменным (цветковым). Тем самым в "проклятую тайну" (эволюционный разрыв между голосеменными и покрытосеменными) привносится еще и семантический компонент. Нет априорных оснований утверждать, что растения, не имеющие пестиков, не могут иметь цветков (и тем более, что все имеющие пестики обладают также и цветками). Мы не можем ввести пестик в определение цветка, не исключив из этого понятия тычиночные цветки. Классическая морфология, по-видимому, справляется с этим затруднением, рассматривая тычиночные цветки как редуцированные "обоеполые" (моноклинные). Однако представление о первичности моноклинного цветка не имеет фактологической основы и отражает лишь типологический образ мышления, которому свойственно наделять архетип полным комплектом органов, из которых те или иные редуцируются в ходе эволюции (легче представить себе исчезновение органа, чем появление, хотя у природы могут быть свои мерки). Среди голосеменных моноклинные органы относительно редки, но тенденция к их образованию прослеживается во многих группах — от палеозойских птеридоспермов [Long, 1966] до современных хвойных [Tosh, Powell, 1986]. Определение цветка, предложенное в предыдущем разделе, включает два ключевых момента: первый — детерминированный рост оси, несущей как латеральные, так и апикальные органы, и второй — отсутствие промежуточных стерильных катафиллов между андроцеем и гинецеем или внутри них. Первый признак дает отличие от типичного стробила, второй — от цветкоподобных брахибластов Ginkgo и беннетитов. У гинкго собрание пыльцевых и семенных органов на верхушке укороченного побега в окружении пленчатых катафиллов может служить моделью предцветка и довольно близко к гипотетическому антокорму в интерпретации А. Мёзе [Meeuse, 1972a], но внутри кольца катафиллов развиваются также обычные листья, чередующиеся с репродуктивными органами. У беннетитов гинецей содержит так называемые межсеменные чешуи, чередующиеся с гинофорами ("семенными чешуями").

Однако эти отличия, как и должно быть в эволюционной морфологии, не носят абсолютного характера. Для Magnoliaceae характерны стробилоидные цветки, которые, по стробилярной теории происхождения цветка [Arber, Parkin, 1907], наиболее примитивны и близки к гипотетической, переходной между предцветком беннетитов и настоящим цветком структуре — антостробилу. В сущности, их можно считать малоизмененными антостробилами, у которых осевые проводящие пучки поднимаются выше отхождения боковых органов.

Наиболее стробилярен, по-видимому, тычиночный "цветок" Hedyosmum [Leroy, 1983] с сотней тычинок (соцветие с сотней однотычиночных цветков, по редукционной интерпретации, рис. 1), тогда как антостробилы магнолиевых, очевидно, промежуточны между стробилом и цветком в морфологическом, но не филогенетическом смысле. Есть основания полагать [Stebbins, 1974], что их стробилярность — результат вторичного удлинения оси, тем более что расположение боковых органов скорее трансформированное циклическое, чем первично-спиральное [Tucker, 1960], тогда как у Austrobaileya примордии боковых органов закладываются строго спирально [Endress, 1983].

Цветки некоторых Ranunculaceae также стробилоидны, и в частности у Myosorus имеют удлиненную ось с неопределенным числом боковых органов.

Однако вхождение стелярных пучков в верхушку оси, описанное А. Имсом у Aquilegia, подтверждается не всеми авторами [cm.: Meeuse, 1972b]. Настоящая флоральная ось есть, по-видимому, у ряда семейств Helobiales [Meeuse, 1972a], но "примитивные" Winteraceae, Euptelea, Piperales, Laurales имеют лишь "остаточную" ось без стелярных пучков. Некоторые исследователи, в частности Мёзе, придают этому различию фундаментальное значение.

Второе указанное выше отличие также не без исключений, поскольку Eupomatia, например, имеет "внутренний околоцветник" из петалоидных элементов между андроцеем и гинецеем. Секретирующие органы ("внутренние стаминодии") в той

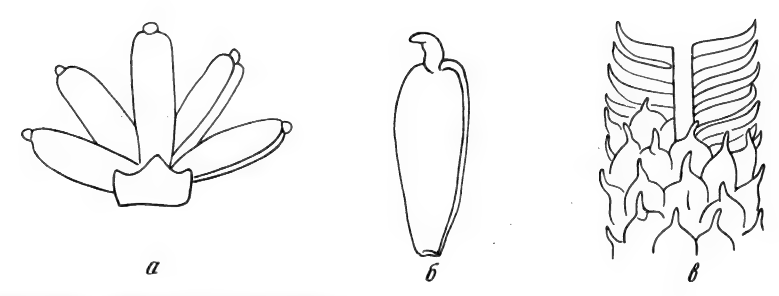


Рис. 1. Пыльцевые структуры Chloranthaceae
а — цветок Ascarina coursii; *б, в* — "цветок" и антостробил Hediosmum orientale [Leroy, 1983]

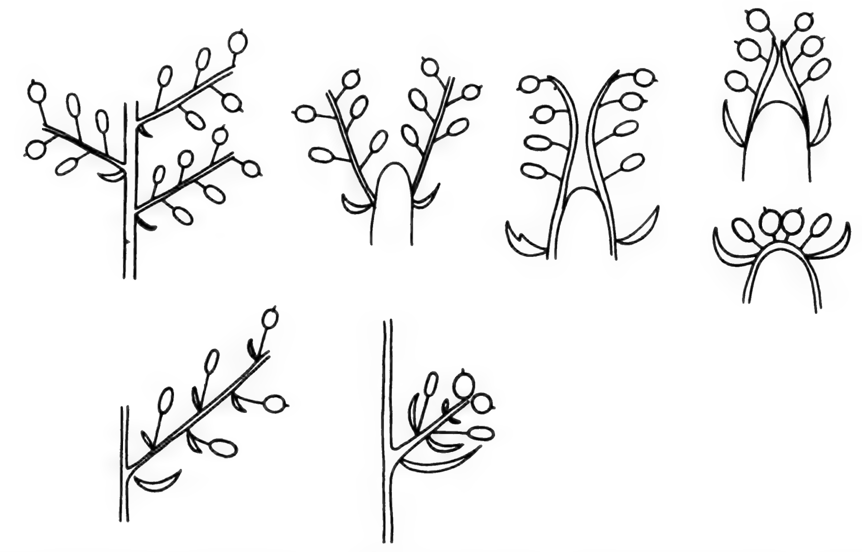


Рис. 2. Образование антокормоидного цветка (верхний ряд) и антоида (нижний ряд) в соответствии с идеями А. Мёзе [Meeuse, 1975a]

же позиции развиваются у Austrobaileya, Degeneria и других "примитивных" форм [Endress, 1984]. У меня нет полной уверенности в том, что термин "цветок" здесь вообще применим. Известно еще множество "цветковых", чьи репродуктивные органы не соответствуют привычному представлению о цветке и для которых приходится постулировать те или иные варианты редукции. В то же время трудно найти серьезные возражения против того, чтобы именовать цветками моноклинные (функциональные пыльцевые) органы Welwitschia с циклически расположенными тычинками и центральным гинофором, превращенным в нектарник.

Противоречие между эуантиевой и псевдантиевой моделями цветка (см. исторический очерк) можно снять, предположив — и многие морфологи, начиная с Ф. Дельпино [Delpino, 1888], выдвигали подобное предположение в той или иной форме, — что существует два фундаментально различных типа цветков (рис. 2). Так, Мёзе [Meese, 1975a] различает цветки голантокормоиды, образовавшиеся из целого антокорма, и цветки антоиды, произошедшие от его боковых ветвей (гоноклалов). Характерным признаком голантокормоидов он считает двойную проводящую систему — стелярную и кортикальную ("экстракортикальную" в его трактовке, т.е. состоящую из проводящих пучков боковых ветвей, сросшихся с осью), тогда как у части Saururaceae сохранились малоизмененные предковые антокормы, не превратившиеся в цветки. Антоидные цветки однодольных, по мнению Мёзе и

вопреки широко распространенным взглядам, не могли произойти от голокормоидных магнолиевых или нимфейных.

Независимо от этих взглядов в рамках классической морфологии также существуют значительные разногласия относительно эуантиевой или псевдантиевой природы флоральных единиц в таких семействах, как Cyperaceae [Schultze-Motel, 1959] или Myricaceae [Macdonald, 1977].

Представление о единой природе цветка имеет скорее функциональную, чем морфологическую, основу. При всем морфологическом разнообразии, едва ли сводимом к единому архетипу, цветок представляет собой функционально более интегрированную систему, чем, скажем, стробил. Флоральная меристема обладает в целом более высокой митотической активностью, чем апикальная меристема вегетативного побега, зональность туники менее отчетлива или вообще не выражена. Образование однородной по митотической активности мантии, по-видимому, обеспечивает более согласованное развитие разнородных частей цветка, которые приобретают вторичное сходство как по характеру развития, так и нередко по конечной форме, симулирующей топологическую и филогенетическую гомологию. Морфологические переходы между органами (в частности, листовидность карпелей и тычинок магнолиевых, переходы между лепестками и тычинками у Nymphaea), на которых основана филломная теория, возможно, относятся к такого рода псевдогомологиям. Ведь морфологические переходы наблюдаются не только между более или менее листовидными стерильными частями околоцветника и фертильными органами, но и между карпелями и тычинками. Наряду с петалоидными встречаются карпелоидные тычинки, причем даже у таких видов, как Michelia fuscata, где гинецей возвышается над андроцеем на длинной гинофоре [Canright, 1952].

ОКОЛОЦВЕТНИК

Несомненно филломную природу имеют только чашелистики, но и они могут происходить как от перифлоральных катафиллов, соответствующих перикону хвойных и аналогичным образованиям гинкговых, беннетитовых и других голосеменных, так и от интрафлоральных брактей типа "межсеменных чешуй" беннетитов.

В этой связи особую проблему представляют ахламидные цветки. Их огульное занесение в разряд "редуцированных" не выдерживает критики. В частности, нет морфологических оснований считать поддерживающие чешуи таких однодольных, как Lilacaceae или Poaceae, остатками околоцветника, а не тем, чем они являются, т.е. поддерживающими брактеями ахламидных цветков. Никаких признаков филогенетической редукции околоцветника не обнаруживается и в тщательно иллюстрированном онтогенезе цветков Saururaceae [Tucker, 1975, 1981].

Что же касается лепестков, то большинство морфологов признает их двойственную — сепалоидную (от чашелистиков) и стаминоидную (от тычинок через стаминодии и нектарники) — природу. Вряд ли, однако, можно исключить их независимое происхождение от интрафлоральных брактей (поддерживающих андроклады), не гомологичных ни тычинкам, ни перифлоральным чашелистикам. Ситуация, описанная Т. Штюцелем у Eriocaulon [Stützel, 1985], может быть истолкована как раздвоение лепесткового примордия, дающего пластинчатый стегофилл и эпифилльный антероидный нектарник.

Во всяком случае, морфологические переходы между лепестками и тычинками определенно не свидетельствуют в пользу филломной природы тычинок, как полагал А. Декандоль, и едва ли могут служить достаточным доказательством стаминоидной природы лепестков [Первухина, 1965; Guédès, 1965]. Постоянные числовые и топологические отношения между тычинками и лепестками, характерные для многих форм цветков в порядках Geraniales, Caryophyllales, Sapindales и др. и имеющие таксономическое значение, можно истолковать как производные от отно-

шений поддерживающая брактея — пазушный побег. Заслуживает внимания проведенное А. Мёзе [Meeuse, 1975b и др.] разграничение между голандроидными лепестками, соответствующими целому стерилизованному андрокладу, и мерандроидными, образовавшимися из брактей последнего. Соответственно должно быть и два типа тычинок.

ТЫЧИНКИ

Представления о природе тычинок в высшей степени противоречивы, и в этом отношении они вполне могут соперничать с карпелями. Наряду с классической филломной существуют интерпретации в духе теломной теории и sui generis [см.: Canright, 1952]. Теломная теория тычинки в ее исходном виде [Wilson, 1937] предлагала в качестве прототипа дихотомически ветвящийся побег с концевыми спорангиями и опиралась на относительно редкие примеры ветвящихся (как у Ricinus и некоторых других Euphorbiacea, а также Antherospermoidae среди Monimiaceae] и вильчатых (описаны у Myrica, Ulmus, Carpinus) тычинок, первичная природа которых сомнительна. Гораздо более примечательны в этой связи пучковые тычинки, побеговая природа которых распознается по дендроидно ветвящимся тычиночным следам в цветоложе, как у Hypericum. Такого типа тычиночные следы характерны для многих представителей Dilleniaceae, Theaceae, Malvaceae, Actinidiaceae, Tiliaceae и других семейств, а также Paeonia. Они часто сочетаются с центрифугальным развитием тычинок, которое многие морфологи вслед за Е. Корнером [Corner, 1946] считают признаком высокой специализации, имеющим большой таксономический вес. Однако у Ochna (Ochnaceae, Theales) пучковые тычинки закладываются в виде пяти первичных примордиев (соответствующих числу лепестков), на каждом из которых в центрипетальной последовательности развивается по семи вторичных тычиночных примордия [Pauzé, Sattler, 1978]. Примечательно, что в зрелом андроцее тычинки разных пучков сближены и сами пучки уже неразличимы. Этот пример показывает, что пучковое (побеговое) строение элементов андроцея может проявляться в онтогенезе, не будучи выражено во взрослом состоянии. Кроме того, пучковые тычинки сочетаются не только с центрифугальным, но и с центрипетальным развитием и, следовательно, признание одного из этих типов (чаще центрифугального) производным не влечет за собой аналогичных выводов в отношении тычинок (последовательность заложения тычинок, по-видимому, определяется формой цветоложа и не имеет того фундаментального значения, какое придавал ей Корнер). Стеббинс, опираясь на литературные источники и личные наблюдения, пришел к выводу, что пучковатость проявляется в организации андроцея наиболее "примитивных" Degeneriaceae, Annonaceae, Papaveraceae, а также Rosaceae и Myrtaceae с центрипетальным типом развития. Добавлю, что среди однодольных развитие андроцея у арекоидных пальм, например, в принципе не отличается от описанного выше у Ochna: закладывается три первичных примордия, на каждом из которых по 3—10 вторичных, дающих начало тычинкам, проводящие пучки которых ветвятся в нити [Uhl, 1976].

Полимерные андроцеи с одиночными, спирально расположенными тычинками, ранее считавшиеся типичными для цветковых, по-видимому, довольно редки. Одиночные тычинки могли возникнуть в результате редукции или слияния пучковых или независимо от них на основе менее разветвленного андроклада. Об их осевой природе могут свидетельствовать, в частности, более глубокая закладка инициалей и амфикрибральное строение проводящего пучка. Кауломные признаки отчетливо выражены, в частности, у тычинок злаков [Maze et al., 1971].

Особую проблему представляют пластинчатые тычинки — краеугольный камень филломной теории. Они встречаются главным образом у цветковых "craналиевого комплекса" — Magnoliaceae, Degeneriaceae, Himantandraceae, Annonaceae, Nymphaeaceae, Austrobaileya, одного рода Winteraceae и считаются одним из показателей его примитивности (и наоборот, приуроченность к "craналиевому комплексу" исполь-

зуется как свидетельство примитивности ламинарных тычинок). В действительности при некотором внешнем сходстве эти тычинки весьма разнообразны по васкуляризации и расположению пыльников (абаксиальные погруженные у Degeneria и Himantandraceae, адаксиальные погруженные у магнолиевых, адаксиальные выступающие у Austrobaileya и т.д.) и могли возникнуть различными путями. Так, строение проводящих пучков тычинок Victoria указывает на их происхождение от осевого органа [Heinsbroek, Heel, 1969]. Тычинки Degeneria и части магнолиевых снабжаются тремя следами, что придает им определенное сходство с листом.

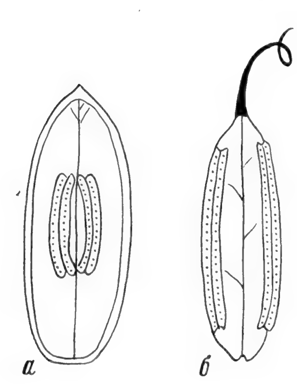


Рис. 3. Пластинчатые тычинки с различным расположением спорангиев
а — Austrobaileya; *б* — Magnolia hamori со специализированным надсвязником [Canright, 1952]

Однако тычиночные следы отходят от кортикальной проводящей системы, которая, по гипотезе Мёзе (см. выше), образована проводящими пучками боковых ветвей — гонокладов. Созвучные мысли высказал также Стеббинс [Stebbins, 1974, с. 226], указывавший на сходство кортикальных пучков магнолиевых с дендроидными тычиночными следами Dilleniaceae. Особого внимания в этой связи заслуживают анастомизирующие дендроидные пучки Paeonia, которые можно рассматривать как прототип сетчатой кортикальной системы. Если такая интерпретация приемлема, то листовидные тычинки магнолиевых происходят от конденсированного и уплощенного ветвящегося побега. В то же время тычинка Austrobaileya васкуляризована двойным следом, пучки которого независимо ответвляются от осевых. Их слияние дает один пучок, который, таким образом, имеет иное происхождение, чем у однопучковых тычинок магнолиевых (Michelia).

К этому следует добавить, что функционально пластинчатые тычинки принадлежат к числу наиболее специализированных. Они встречаются преимущественно у тропических видов (виды магнолиевых, обитающие в умеренных широтах, имеют тычинки, дифференцированные на нить и пыльник), у них развивается удлиненный связник, имеющий в ряде случаев волосовидный кончик (рис. 3), который проникает между карпелями и удерживает тычинку в определенном положении при рассеивании пыльцы [Canright, 1952]. Представление об архаичности таких тычинок (и общности их происхождения), по-видимому, основано на недоразумении.

У однодольных васкуляризация тычинок еще более разнообразна, чем у двудольных [Чупов, 1986). Положение пыльника на тычиночной нити (абаксиальное, адаксиальное, маргинальное) также подвержено значительной изменчивости. В типичном случае пыльник представляет собой двухлопастный тетраспорангиатный синангий со стерильным связником, который может развиваться в нектарник (например, у Zantedeschia). Встречаются также пыльники двугнездные (Circaeaster, Pulsatilla и др.) и многогнездные (Loranthaceae, Rhizophoraceae, Onagraceae). Пыльник вскрывается различно расположенной щелью благодаря сокращению неравномерно утолщенных клеток гиподермального слоя — эндотеция, реже — порой или несколькими порами (Laurus).

Спорангии цветковых не имеют принципиальных отличий от пыльцевых мешков голосеменных. Они закладываются гиподермально, как у Taxus и некоторых других хвойных. Археспориальные клетки дают начало как париетальной, так и спорогенной ткани. По числу и последовательности образования париетальных слоев выделяют несколько типов спорангиев. Два первичных париетальных слоя иногда непосредственно функционируют как эндотеций и тапетум (Lemnaceae, Najadaceae), чаще отделяют третий — средний слой, который у большинства двудольных образуется делением наружного первичного слоя, у однодольных — внутреннего. В редких случаях число слоев достигает четырех (два средних, в частности, у Winteraceae) и более (Berberis). Встречается также многослойный тапетум (Vinca).

ПЫЛЬЦА

Пыльцевые зерна обычно образуются из каждой микроспоры тетрады, у Cyperaceae и некоторых Epicardiaceae — из одной микроспоры с остатками трех остальных (монады). Они рассеиваются в двуклеточном или трехклеточном состоянии, причем последнее считают производным, связанным с акселерацией мужского гаметофита. В то же время двуклеточная пыльца чаще сочетается с влажным рыльцем, трехклеточная — с сухим [Heslop-Harrison, Shivanna, 1977]. Трехклеточная пыльца прорастает быстрее и не имеет приспособлений к защите от намокания, свойственных двуклеточной пыльце, дольше сохраняющей способность к прорастанию.

Другие направления специализации заключаются в рассеивании тетрад, как у "примитивных" Magnoliales, полиад и поллиниев. Среди голосеменных нераспадающиеся тетрады изредка встречаются у ископаемых форм (Classopollis, чьи тетрады похожи на Drimys).

Оболочка зрелого пыльцевого зерна состоит из интины и экзины, у некоторых водных цветковых — из одной интины.

Воскоподобные маслянистые вещества на поверхности экзины образуют однокомпонентный полленкит или многокомпонентную трифину, обладающие гидрофильными или гидрофобными свойствами. Полленкит считают особенностью цветковых, поскольку у пыльцы Ephedra, например, тоже есть белковое покрытие, но иного состава [Hesse, 1984].

Строение экзины имеет определенное систематическое и филогенетическое значение. К сожалению, номенклатура ее элементов еще не унифицирована. В световом микроскопе различают сэкзину и нэкзину, которые могут быть разделены полостью, заполненной внутрипыльцевой жидкостью (при высыхании — воздухом) и выполняющей функцию гармомегата, как у сложноцветных [Blackmore et al., 1984]. В других случаях граница между ними нечеткая (Berberidaceae). Сэкзина покрыта тапетальным веществом — трифиной или полленкитом, возможно аналогичным перине споровых [Pacini et al., 1985]. Она делится на два слоя — покровный (тектум) и инфраструктурный (инфратектум, интерстиций). Нэкзина также двуслойная. На срезах спородермы в электронном микроскопе различают эктэкзину из тектума, инфратектума и опорного, или подстилающего, слоя (foot layer, рис. 4), соответствующего нэкзине I, и эндэкзину, соответствующую нэкзине II. Спородерма голосеменных имеет примерно такое же строение, но по крайней мере у современных видов нет трифины и слой, называемый эндэкзиной, возможно, гомологичен не эндэкзине, а опорному слою цветковых. Кроме того, характерными признаками цветковых считают сетчатый тектум, столбчатый инфратектум и неламеллярную (или ламеллярную лишь в области пор) эндэкзину. У голосеменных инфратектум чаще альвеолярный или зернистый; столбчатый или ложностолбчатый [Сурова, Квавадзе, 1988] встречается у некоторых хвойных, гнетовых и гинкго, "эндэкзина" ламеллярная, хотя расслоение может быть едва намечено или различимо лишь на ранних стадиях развития (у палеозойских лигиноптерид не выражено).

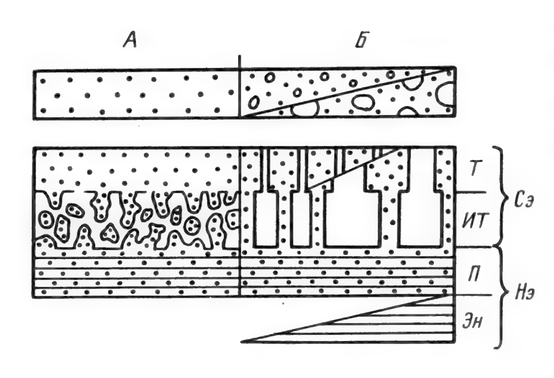


Рис. 4. Строение экзины (*А* — типичное для голосеменных, *Б* — типичное для цветковых)
Т — тектум; *ИТ* — инфратектум; *Нэ* — нэкзина; *П* — подстилающий, или опорный, слой; *Сэ* — сэкзина; *Эн* — эндэкзина [по: Walker, Walker, 1984, с изменениями]

В то же время среди цветковых сетчатый тектум и столбчатая инфраструктура характерны для форм со спорофитной самонесовместимостью, содержащих в экзине продукты тапетума, которые взаимодействуют с пелликулой рыльца [Zavada, 1984], тогда как формы с гаметофитной самонесовместимостью чаще имеют неперфорированный или микроперфорированный тектум. В онтогенезе спородермы сетчатый тектум может предшествовать микроперфорированному, как у Triticum [El Ghazaly, Jensen, 1985]. По-видимому, появление сетчатых (и атектатных) форм связано с акселерацией. Многие "примитивные" группы, в частности Myricales, Juglandales, некоторые Annonales и др. имеют бесстолбиковую зернистую инфраструктуру, как у голосеменных. Ламеллярность эндэкзины нередко различима на ранних стадиях развития спородермы и в ряде случаев частично сохраняется в зрелом состоянии, в частности у Austrobaileya [Zavada, 1985], Degeneria, Michelia fuscata из Magnoliaceae [Габараева, 1986], некоторых Liliaceae. Формы, лишенные эндэкзины, нередки среди однодольных [Zavada, 1983] и встречаются также среди "примитивных" двудольных (Hedycarya: Monimiaceae).

В то же время у голосеменных, как показали исследования Т. Тейлора [Taylor, 1982], ламеллярные образования, называемые эндэкзиной и нэкзиной, негомологичны в онтогенетическом плане, развиваются в различной последовательности (у палеозойских медуллозовых возникают первыми и дифференцируются на нэкзину и сэкзину, у современных саговниковых — последними, после формирования сэкзины) и не могут служить надежным таксономическим признаком.

По характеру апертур анасулькатные формы (с дистальным сулькусом), характерные для магнолиевых и хлорантовых, сходны с наиболее распространенной пыльцой голосеменных, тогда как монопоратные, как у злаков, сопоставимы с пыльцой Gnetum и некоторых ископаемых гнетовых, имеющих пороподобную лептому (и следовательно, нет необходимости производить их от анасулькатных). Катасулькатный тип (с проксимальным сулькусом) встречается главным образом в семействе Annonaceae и среди голосеменных известен преимущественно у палеозойских форм (предпыльца), хотя в виде реликтовой структуры сохраняется и у некоторых мезозойских. Многоапертурные формы среди голосеменных почти неизвестны. Исключение составляют вельвичия и некоторые ископаемые, сближаемые с гнетовыми. Их пыльца внешне напоминает типичную для семейства Araceae. Этот факт важен еще и в том отношении, что многопоровость впервые возникла, по всей вероятности, как механизм регуляции объема зерна безотносительно к прорастанию на рыльце, с которым ее связывает довольно популярная гипотеза [Eyde, 1971; Stebbins, 1974].

Примечательно, что среди цветковых, признанных примитивными, включая гомоксильные формы, обычны как анасулькатные, так и трикольпатные зерна, между которыми фактически нет морфологических переходов (я не вижу серьезных оснований считать таковыми трихотомосулькатные зерна, встречающиеся в семействе Canellaceae). Преобладание анасулькатных зерен в магнолиевом комп-

лексе и трикольпатных в раналиевом, к которому можно с полным основанием отнести Illicium, свидетельствует против их близкого родства. В то же время широкое распространение анасулькатного типа среди однодольных отнюдь не доказывает их родства с магнолиевым комплексом, поскольку этот тип обычен в разных группах голосеменных и проангиоспермов. В эволюции апертур однодольных и двудольных намечаются некоторые параллельные тенденции (в частности, ведущие к безапертурным или многоапертурным зернам), но аналогичные морфотипы не всегда гомологичны [Zavada, 1983].

ПЕСТИК

Название "покрытосеменные" подразумевает развитие семяпочек в сомкнутом вместилище — пестике, состоящем из проксимальной фертильной (завязь) и дистальной стерильной (столбик, рыльце) частей. Сразу же отметим, что не у всех растений, относимых к покрытосеменным, вместилище семяпочек полностью сомкнуто. У Drimys и других "примитивных" цветковых края двустворчатого пестика сходятся, но не срастаются вдоль всей длины. Не полностью сомкнутые во время опыления пестики имеют также платан, сассафрас, резеда, некоторые однодольные. В сущности, все пестики с открытыми столбиками, больше свойственные однодольным, можно отнести к категории не вполне сомкнутых и лишь у форм с плотными столбиками достигнута полная ангиоспермия.

Для современных голосеменных, кроме гнетовых, более характерна защита семяпочек с помощью чешуй (может быть, отсюда и проистекает представление о резкой грани, отделяющей их от покрытосеменных). Однако многие ископаемые формы имели почти сомкнутые вместилища семяпочек, именуемые купулами. Различие между купулой и асцидиформным пестиком главным образом функциональное: купула оставляет верхушку семяпочки открытой для опыления или сама образует внешний пыльцевход, тогда как асцидиформный пестик, обычно закладывающийся, подобно купуле, в виде кольцевого валика и остающийся открытым в период зонального роста, снабжен рыльцем — специальной структурой для улавливания, отбора и проращивания пыльцы, дающей определенные преимущества в смысле эффективности оплодотворения (некоторые исследователи видят основное преимущество ангиоспермии в том, что она создает условия для полового отбора — конкуренции между пыльцевыми трубками). Этот способ опыления в развитой форме требует сложной системы секретирования на всем пути от рыльца до зародышевого мешка, специальных проводящих тканей столбика и обтуратора, способствующих росту пыльцевой трубки.

Прорастание пыльцы на рыльце — безусловно важнейшая отличительная особенность покрытосеменных, тогда как голосеменное растение наиболее надежно распознается по пыльце, попадающей в пыльцевую камеру нуцеллуса. У некоторых хвойных наблюдается прорастание пыльцы на шишечной чешуе, но специальных приспособлений для этого у них нет, за исключением одной лишь араукарии. В то же время и у некоторых цветковых пыльца попадает в канал столбика. Это явление описано как "интеркарпеллярное опыление" у некоторых Annonaceae, Alismataceae (Butomopsis), Liliaceae и по существу аналогично прорастанию пыльцы в микропилярном канале, которое наблюдается у Gnetum и Ephedra [Embryology..., 1984; Vasil, Johri, 1964].

У голосеменных известны также рыльцеподобные образования из папиллозных секретирующих клеток, способных не только улавливать, но и длительное время удерживать пыльцу, подобно "рыльцевым микропиле" сосновых [Fiordi, 1984]. Араукария имеет своеобразное лигульное рыльце. Таким образом, морфологическая и функциональная граница между пестиком и аналогичными структурами голосеменных оказывается в значительной мере размытой.

Читатель, разумеется, знает о более радикальном разграничении гинецеев покрытосеменных и голосеменных, проводимом классической морфологией. Пер-

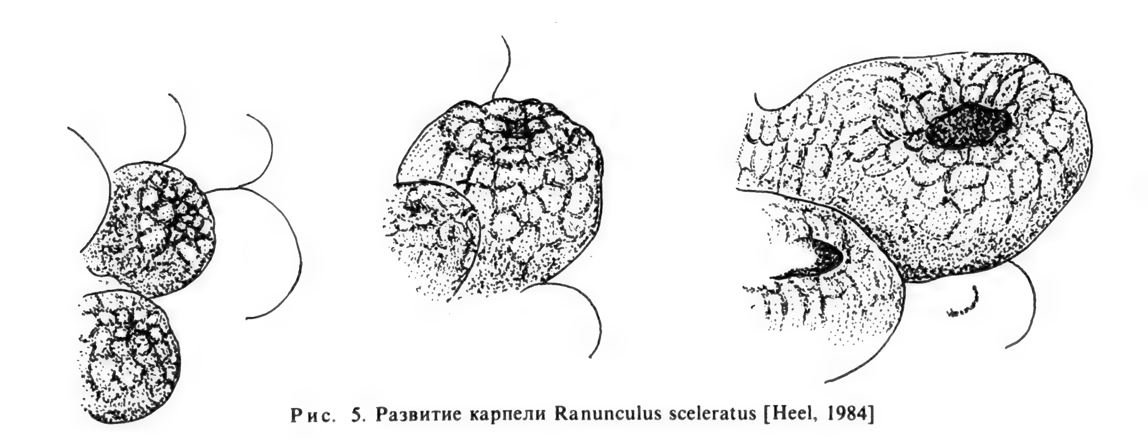


Рис. 5. Развитие карпели Ranunculus sceleratus [Heel, 1984]

вые образованы карпелями ("плодолистиками"), тогда как вторые имеют иное происхождение. Таким образом, проблема сводится к определению карпели. По филломной теории, это пластинчатый, пельтатный или асцидиформный лист — макроспорофилл, по краю или на поверхности которого расположены фертильные зоны — плаценты, несущие семяпочки. Апокарпный пестик состоит из одной карпели, син(цено)карпный — из двух и более, сросшихся конгенитально (примордиально) или постгенитально. Если слияние не оставило следов в онтогенезе, но устанавливается по косвенным соображениям ("филогенетическое слияние"), то говорят о псевдомономерной завязи.

В первой половине XX в. безраздельно господствовала теория инволютного плодолистика — продольно свернутого листа с краевыми семяпочками, образцом которого считалась листовка лютиковых. Соперничающая с нею модель поперечно свернутого или пельтатного листа, разработанная В. Троллем [Troll, 1932], имела весьма ограниченное влияние. В 40-х — начале 50-х годов в результате изучения "примитивных" Winteraceae была предложена кондупликатная модель (продольно сложенный лист), вскоре потеснившая инволютную [Bailey, Swamy, 1951]. Тогда же произошло возрождение пельтатной модели В. Тролля [см.: Baum, 1949; Leinfellner, 1950], сейчас успешно соперничающей с кондупликатной. Трудность заключается в том, что в природе очень трудно найти безупречный пример того или иного типа филломной карпели. Так, листовка лютиковых давно уже не считается образцом "примитивного" свернутого плодолистика (рис. 5). Карпель Drimys интерпретируется и как кондупликатная, и как пельтатная, хотя в то же время не исключена ее псевдомономерная природа (см. ниже). Псевдомономерные пестики злаков и Restionaceae подозрительно напоминают "типичную" пельтатную (асцидиформную) карпель с вентральной "поперечной зоной", образующей чашечку, и дорсальным "складчатым" (кондупликатным) регионом [Philipson, 1985]. Филломной теории в целом противостоит купулярная концепция карпели, которую мы подробно рассмотрим в последующих главах.

"Типичный" плодолистик классической морфологии снабжается, подобно листу, тремя пучками — срединным, или дорсальным, и двумя вентральными, причем последние инвертированы относительно первого. Семяпочки снабжаются от вентральных пучков, которые соответственно сильнее развиты. Плацентация может быть маргинальной (шовной), субмаргинальной, постенной (париетальной), базальной, осевой или центральной. Именно в связи с разнообразием плацент филломная теория карпели подвергается наиболее серьезному испытанию. По этой теории, плаценты первоначально так или иначе находились на плодолистиках, образующих стенку завязи, и если мы видим их отделенными от стенки завязи, то приходится постулировать слияние, редукцию и другие преобразования, следы которых погребены в филогенетическом прошлом.

В зависимости от интерпретации карпели как свернутой или сложенной шовная плацентация признается первичной или производной по отношению к субмаргинальной. Осевую считают результатом срастания шовных плацент нескольких плодолистиков, образующих синкарпную завязь. Рассеянная постенная плацентация могла развиться из субмаргинальной, но постенная на интрузивных плацентах, скорее всего, вторичная модификация осевой (они иногда совмещаются в одной завязи). Базальная и центральная также нередко рассматриваются как производные от осевой, хотя в этих случаях приходится полагаться больше на воображение, чем на реальные переходные формы. В семействе Caryophyllaceae плацентация близка к центральной, но у некоторых родов еще сохраняются остаточные септы. Однако признать эту ситуацию переходной между осевой и центральной плацентацией мешает то обстоятельство, что септы развиваются центрипетально [Moeliono, 1970]. Стеббинс предполагает более сложный путь формирования плацентации, типичной для Primulales: от осевой к париетальной, затем к базальной и от нее к свободной центральной [Stebbins, 1974, с. 301]. Но может быть, в такого рода сложных преобразованиях нет необходимости и концепция плодолистика не более чем артефакт филломной теории?

Классическая примитивная карпель — малоизмененный трехпучковый филлом с краевыми вентральными плацентами — могла, по-видимому, формироваться различными способами на основе карпелей иного строения. Так, среди Ranunculaceae более примитивна, вероятно, пятипучковая карпель [Chute, 1930], от которой легко представить себе переход к трехпучковой. Несколько вентральных и латеральных пучков имеют и представители Berberidaceae [Terabayashi, 1985]. Относительно первичности маргинальной плацентации в этих семействах также существуют серьезные сомнения. По О. Роведеру [Rohweder, 1967], примордий карпели в этом семействе кольцевой, а не подковообразный, а "края" на самом деле представляют собой кили или ребра вдоль проводящих пучков. Хрестоматийно примитивная карпель Drimys sect Tasmannia имеет два дорсальных и два вентральных пучка, причем последние часто соединяются в основании гнезда. Ее развитие также трудно согласовать с филломной природой [Tucker, 1975]. Двойной дорсальный пучок отмечен также у Austrobailya и некоторых других "примитивных" родов [Tucker, Gifford, 1964]. Эта особенность может указывать на псевдомономерную природу завязи, которая более определенно устанавливается у некоторых Winteraceae [Leroy, 1977; Vink, 1978]. У Magnoliaceae — стволового семейства многих "филогенетических" систем — дорсальный след карпели отходит от осевой стелы, тогда как вентральные — от кортикальной проводящей системы (т.е. это могут быть пучки боковых гонокладов; см. выше). Семяпочки снабжаются от дорсальных и вентральных пучков, точнее, от промежуточной "восходящей" жилки, развивающейся между основаниями дорсальной и вентральных [Tucker, 1975; Skipworth, 1970]. К тому же карпель вскрывается (за редкими исключениями) не вентрально, между предполагаемыми краями листа, а дорсально. У других "примитивных" — Degeneria, Schizandra, Cabomba, Nymphaea — дорсальный пучок вносит больший вклад в снабжение семяпочек, чем вентральные.

В принципе из плодолистиков можно "сконструировать" завязь любого типа, особенно если наряду с обычными использовать "плотные" плодолистики (без гнезда, семяпочками наружу), как это делала Е. Саундерс [Saunders, 1925]. Не следует забывать, однако, что умозрительное конструирование завязей — всего лишь морфологическая игра и что в качестве строительных блоков для нее годятся не только листовидные "мегаспорофиллы", но и другого типа структуры, например гонофиллы (брактеи с эпифилльными гинофорами, как у глоссоптерид). Если считать основным достоинством морфологической теории простоту, то теория гонофилла несомненно дает более простое объяснение как осевой, так и париетальной плацентации, чем традиционная карпеллярная [Melville, 1963]. Гиноклады в виде свободных плацент могут или срастаться между собой в центре завязи,

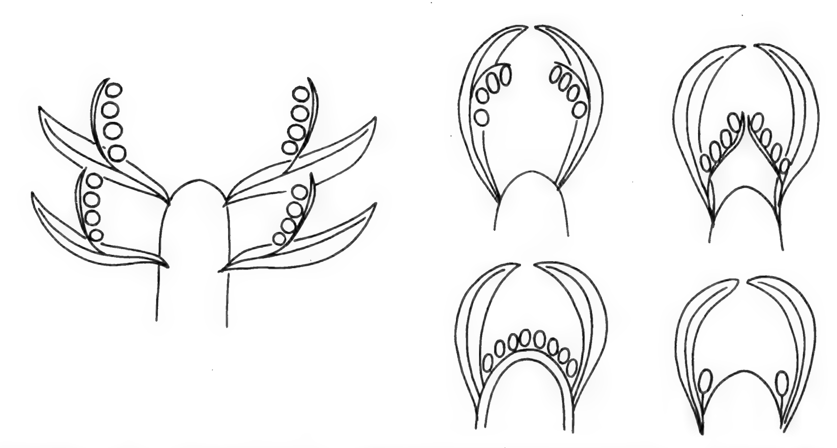


Рис. 6. Возникновение различных типов плацентации на основе гонофилла в соответствии с идеями Р. Мелвиля [Melville, 1963]

образованной их стегофиллами (осевая плацента), или прирастать к последним (париетальные плаценты, рис. 6).

Критики классической морфологии справедливо указывают, что всякая игра должна вестись по правилам. Слияние органов — весьма распространенный модус семофилетических преобразований, причем оно может происходить конгенитально или в ходе развития. Но если речь идет о "филогенетическом" слиянии (неточно именуемом конгенитальным), не оставляющем морфологических следов, то должны быть какие-то палеоботанические свидетельства, иначе гипотеза повисает в фактологическом вакууме и может оказаться за пределами науки.

Эти соображения ведут к пересмотру концепции карпели. У значительного числа цветковых не существует ни топологической, ни онтогенетической связи между семяпочкой и стенкой завязи. Семяпочки развиваются на цветоложе латерально, как у Illicium floridanum, или строго апикально, как у Myrica gale, где флоральный апекс, сохраняющий деление на корпус и тунику, целиком трансформируется в семяпочку [Sattler, 1974a]. Аналогичную позицию занимают семяпочки Piperaceae [Kanta, 1962; Tucker, 1986], Juglandaceae, Juncaceae, Cyperaceae, Gramineae и представителей других семейств [Cohen, 1970; Macdonald, 1977]. У осоковых пестик закладывается в виде кольцевой складки вокруг флорального апекса, у злаков и некоторых Restionaceae (Leptocarpus) — в виде полукруглой складки с одной стороны апекса, но семяпочка в том и другом случае развивается из самого апекса, что указывает на ее осевую (кауломную) природу. Защитники филломной теории [Philipson, 1985] полагают, что в процессе формирования флоральной меристемы апекс как геометрический центр теряет значение и, следовательно, осевое положение семяпочки не исключает ее морфогенетической связи с карпелью. Однако эта слишком явная попытка спасти положение не кажется убедительной, поскольку проводящий пучок (пучки) семяпочки — продолжение осевого, тогда как карпель снабжается в типичном случае тремя независимыми пучками.

У Ochna atropurpurea (Ochnaceae, Theales) сначала закладывается 5—7 полукруглых примордиев гинецея, вскоре соединяющихся в синкарпный пестик (псевдоапокарпный в конце развития). Семяпочки развиваются на цветоложе латерально в пазухах примордиев гинецея, без каких-либо онтогенетических следов слияния фертильной зоны плодолистика (Querzone по пельтатной модели) с осью. Этот тип плацентации назван пазушным [Pauzé, Sattler, 1979].

Если, как принято, считать карпель фертильным органом, несущим семяпочки, то в обоих вышеупомянутых случаях карпели как таковой нет и гинецеи могут

быть описаны как акарпеллярные. Кажется, однако, целесообразным сохранить термин "карпель" в более широком смысле — как структурный элемент пестика, стерильный или фертильный. Такое понимание карпели встречается в работах Л. Круаза [Croizat, 1964] и близко к "gynoecial appendage", по Р. Саттлеру [Sattler, 1974a].

Строго говоря, акарпеллярными можно считать формы, у которых структурные элементы пестика вообще неразличимы. Сюда относятся некоторые "ангиокарпные" формы, у которых гинецей защищен тканями цветоложа (рецептакулярными) или гипантия (аппендикулярными). Как крайний случай можно рассматривать развитие зародышевого мешка внутри флорального апекса, как у Balanophora elongata. У эпигинных форм карпели нередко образуют лишь столбики и рыльца. Предполагается, что их проксимальные фертильные части срослись с внешней тканью рецептакулярного и(или) аппендикулярного происхождения, образуя так называемую нижнюю завязь (обзор интерпретаций нижней завязи см. в работах: [Douglas, 1944; Комар, 1972]). Фактически фертильная зона развивается интеркалярно и никаких признаков карпелей в ней не обнаруживается [Sattler, 1974a; Leins, Erbar, 1985]. Для семейств, в которых наряду с эпигинными встречаются перигинные или гипогинные цветки, традиционное объяснение природы нижней завязи, вероятно, справедливо. В других же случаях такая структура могла возникнуть и в результате погружения в цветоложе осевых семяпочек, не связанных с карпелями, как у Saururaceae [Tucker, 1985]. Интересно, что функцию столбика в некоторых случаях (Stylidium) может принимать на себя гипантий [Sattler, 1974a]. У Tambourissa (Monimiaceae) гинецей погружен в стенку чашевидного цветоложа, на верхушке которого развивается рыльцеподобная структура — гиперстигма [Endress, Lorence, 1983]. Внепестичные рыльца Monimiaceae, развивающиеся из флорального апекса [Sampson, 1969], как и рыльцеподобные нуцеллярные колпачки у Pennisetum [Narayanaswami, 1953], заставляющие вспомнить о лагеностоме птеридоспермов, показывают, что рыльце не обязательно связано с карпелью.

СЕМЯПОЧКА, СЕМЯ, ПЛОД

Покрытосеменные исчерпали все мыслимые варианты поляризации семяпочки. Из пяти различаемых обычно типов геми-, кампило- и амфитропный могут, по-видимому, считаться производными. Анатропный тип свойствен многим "примитивным" цветковым и по этой причине считается исходным. Ортотропный в ряде случаев может быть производным от анатропного. У хвойных, имеющих большей частью анатропные семяпочки, встречаются вторично ортотропные, или "псевдоортотропные" (например, в семействе Podocarpaceae, где эта тенденция сочетается с олигомеризацией семяпочек). Однако ортотропный тип среди голосеменных, включая гнетовых, более обычен, и едва ли есть основания сомневаться в его первичности, например, у Myricaceae и Juglandaceae, где прямая семяпочка развивается апикально на флоральной оси.

По-видимому, и анатропное состояние может быть производным. Т.Б. Батыгина [1984] отмечает, что изменение полярности с прямой на обращенную в ряде случаев происходит уже после оплодотворения. Оно может происходить вследствие изгиба карпели [Vijayaraghavan, 1964].

Одна из наиболее примечательных особенностей морфологии семяпочки антофитов — это полиморфизм по числу покровов, которых может быть один или два, изредка больше двух или ни одного. Из 341 семейств двудольных два покрова у 152, один у 91, один или два у 16 и нет вообще у четырех (остальные не изучены), тогда как для 69 семейств однодольных соответствующие цифры составляют 52, 0,3 и 0 [Bouman, Calis, 1977].

Микропиле у 75 семейств образуют оба интегумента, у 38 — внутренний, у 4 — внешний, и у 79 этот признак варьирует [Tilton, 1980]. Нередко пыльцевходные

отверстия обоих интегументов располагаются не на одной линии (зигзагообразное микропиле).

Двупокровность считают одной из архетипических черт цветковых, подразумевая, что однопокровные семяпочки производны. Но и здесь мы встречаемся с уже привычной ситуацией: среди цветковых, признанных примитивными и безусловно принадлежащих к очень древним филогенетическим линиям, встречаются и то, и другое состояние. Если битегмичность свойственна магнолиецветным, то Myricaceae, Juglandaceae, Piperaceae унитегмичны. Часто проводимое сопоставление внутреннего интегумента с единственным покровом семяпочки большинства

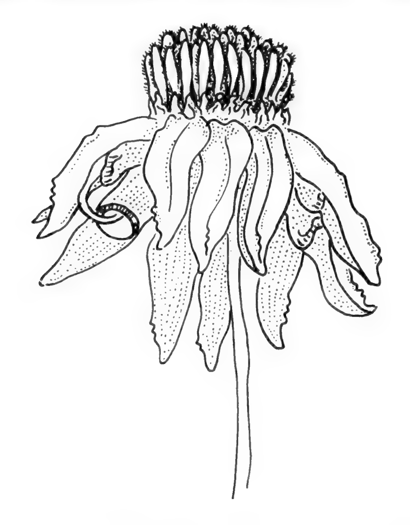


Рис. 7. Раскрывание плода Scyphostega, обнажающее овулифоры с межсеменными чешуйками, как у беннетитов

голосеменных, а внешнего — с купулой подтверждается зигзагообразными микропиле, кутинизацией обоих интегументов, развитием устьиц у 25 семейств [Rugenstein, Lersten, 1981], изредка встречающимся (у Capparaceae) развитием двух семяпочек во внешнем покрове [Stebbins, 1974]. Последняя особенность свойственна гнетофитам. Изменчивости васкуляризации интегументов — проводящий пучок оканчивается в халазе или разветвляется в одном из покровов, а иногда в обоих (Euphorbiaceae) — также можно найти аналогии у голосеменных.

Следует, однако, принять во внимание, что, во-первых, не все голосеменные однопокровны — у кейтониевых купулы содержат битегмические семяпочки, у Gnetum развивается три покрова; а во-вторых, интегументы двупокровных семяпочек в пределах класса антофитов, по-видимому, негомологичны — если у большинства представителей раналиевого комплекса внешний интегумент по заложению субдермальный, а внутренний — дермальный, то во многих других группах оба интегумента дермальные [De Boer, Bouman, 1972]. Последовательность развития интегументов также может быть различной. Однопокровное состояние возникает в результате как слияния интегументов, так и редукции одного из них или сдвига к верхушке — integumentary shifting [Bouman, Calis, 1977]. В образовании единственного интегумента могут принимать участие дермальная, субдермальная и центральная зоны овулярного примордия, как у некоторых сложноцветных, — указание на филогенетическое комплексирование негомологичных органов.

Несмотря на широкое распространение подобных процессов, нет оснований считать все однопокровные семяпочки производными, ведь в ряде случаев нет никаких онтогенетических указаний на двойную природу интегумента, как и следов редукции. Нельзя не считаться и с противоположной тенденцией — увеличением числа покровов до трех или даже четырех, иногда встречающихся, в частности, у Ranunculaceae. Это происходит за счет дифференциации de novo внешнего интегумента из ариллоидных тканей и(или) внутреннего из тканей внешнего

(А. Мёзе и Ф. Боуман [Meeuse, Bouman, 1974] полагают, что из тканей нуцеллуса, служащих проводниковыми для растущих пыльцевых трубок и в ряде случаев образующих обтуратор). Основная функция внутреннего интегумента, по-видимому, проводниковая [De Boer, Bouman, 1972; Heslop-Harrison et al., 1985], хотя он может также контролировать прорастание, как у орхидных [Lucke, 1984].

Некоторые косвенные указания на первичность или производность единственного интегумента дает состояние нуцеллуса: в последнем случае не только интегумент, но и нуцеллус редуцирован до одного слоя клеток (тенуинуцеллярные семяпочки). Гиподермальная инициаль археспория в этом случае непосредственно функционирует как мегаспороцит. Семяпочки с более толстым нуцеллусом крассинуцелярны (развивается археспориальная и париетальная ткань) или псевдокрасинуцелярны (дополнительная ткань образуется за счет периклинальных делений протодермальных клеток). Одно из этих состояний может быть первичным, другое — производным [Davies, 1966].

Среди филогенетически значимых признаков нуцеллуса следует отметить образование нуцеллярного клювика, больше свойственное двудольным, а также колпачка у однодольных и немногих двудольных [Tilton, 1980]. У антофитов запасающая функция нуцеллуса в значительной мере утрачена и лишь в немногих группах (Piperaceae) семена сохраняют массивный перисперм.

В оболочке зрелого семени независимо от ее происхождения от одного или двух покровов семяпочки дифференцируются механическая ткань, склеротеста и (в большей степени у зоохорных семян) сочная саркотеста. Часто применяемая классификация Е. Корнера основана на положении механической ткани в тесте или тегмене—производных покровов семяпочки. Однако гистологическая структура зрелой спермодермы не соответствует дифференциации покровов семяпочки, и ее компоненты в разных группах, скорее всего, негомологичны [Bouman, 1984; Schmid, 1986].

Семена покрытосеменных отделяются от материнского растения на различных стадиях развития зародыша, демонстрируя широкий спектр изменчивости от префанерогамии (роста зародыша внутри опавшего семени) до вивипарии. Аналогичная изменчивость, как мы увидим далее, проявляется у хвойных, среди которых (а также среди гнетовых) известны редкие живородящие формы.

У примитивных цветковых завязь имела, быть может, лишь защитное назначение, функция распространения лежала на семенах и лишь позднее перешла к плоду. Соответственно семена могли утратить сочную саркотесту и ариллусы, а завязи приобрели разнообразные приспособления для распространения (ариллоидные семена фигурируют в дурьяновой теории Е. Корнера как исходное состояние, однако они могли быть лишь одним из исходных состояний; к тому же ариллусы — в типичном случае выросты семяножки — в разных группах, по-видимому, негомологичны и нередко представляют собой саркотесту). Однако эта тенденция едва ли необратима. Семена могут приобретать вторичные приспособления для рассеивания, такие, как элайосом у мирмекохорных растений. Вообще рассеивание семян более характерно для тропических цветковых, родичи которых, обитающие в умеренных широтах, рассеивают плоды (рис. 7).

Диаспора, называемая плодом, образуется из части гинецея, всего гинецея (нередко с остающимися листочками околоцветника), целого конденсированного цветка с околоцветником (антокарп, диклезий) или даже целого соцветия. В последнем случае принято говорить о соплодии, но если считать плод функциональной единицей распространения, то у ананаса таковая представляет собой проросшее соцветие. И даже плюска желудя — результат трансформации сложной цимозно ветвящейся системы [Kaul, 1985].

Представление о плоде как производном завязи, как и деление плодов на истинные и ложные, упрощает реальную ситуацию. В случае "нижней завязи" граница между карпелями и экстракарпеллярной тканью весьма условна и завязи в строгом

смысле слова может вообще не быть (см. выше). Более правильно, по-видимому, называть плодом любую диаспору, состоящую из семени (семян) и периовулярных органов. В таком понимании плод нельзя считать исключительной принадлежностью цветковых, поскольку летучки араукарии, вельвичии и многих вымерших голосеменных содержат производные периовулярных органов. Несомненно, однако, что по разнообразию вовлекаемых в формирование диаспоры органов и развивающихся на их основе приспособлений, в особенности связанных с зоохорией, цветковые значительно превосходят всех голосеменных, вместе взятых. Это, может быть, и есть их главное преимущество.

ГАМЕТОГЕНЕЗ

Обычно лишь одна археспориальная клетка дифференцируется как мегаспорацит, но у Paeonia их может быть до 40, причем многие дают тетрады и даже зародышевые мешки. Тетрады — пяти типов, в том числе линейные или Т-образные. Зародышевой мешок развивается из одной (чаще халазальной) или из каждой (у казуарины) мегаспоры.

Поскольку у цветковых нет оформленных архегониев, природа их зародышевых мешков и гамет допускает множество толкований (их обзор, а также наиболее правдоподобная интерпретация даны в работе [Cocucii, 1973] . Зародышевый мешок считают органом sui generis или гомологизируют с архегонием [Яковлев, 1973; Vaudois, 1981], двумя и более слившимися архегониями (Chadefaud, 1966], редуцированным женским гаметофитом с тремя архегониями [Favre-Duchartre, 1965] или разным числом архегониев — в типичном случае двумя, соответствующими микропилярному и халазальному аппаратам [Coccuci, 1973], причем последняя точка зрения предполагает происхождение различных типов зародышевых мешков от различных (по числу и расположению архегониев) типов женских гаметофитов голосеменных. В то же время известны случаи, когда несколько типов зародышевых мешков совмещаются у одного растения [Ильина, 1984].

Наряду с обычным моноспорическим встречаются биспорической (из диады) и тетраспорический (непосредственно из мегаспороцита) зародышевые мешки — особенность, которую цветковые разделяют только с гнетовыми.

Различают 11 типов развития зародышевого мешка [Embryology,... 1984], четыре из них относятся к тетраспорическим мешкам. В наиболее распространенном варианте "Polygonum" нуклеарное развитие продолжается до восьмиядерной стадии и происходит лишь одно слияние ядер, участвующее в образовании ядра эндосперма. Особого упоминания заслуживает тип "Oenothera", развивающийся из микрополярной мегаспоры до четырехъядерной стадии. Он имеет трехклеточный микропилярный аппарат и одно полярное ядро, участвующее в образовании диплоидного эндосперма. В тетраспорических мешках наряду с микропилярным и халазальным могут развиваться латеральные ядерные аппараты (подобно архегониальным комплексам голосеменных), причем вторичное (центральное) ядро формируется из четырех ядер — по одному из каждого полярного и латерального квартета ("Penaea"), тогда как у Peperomia оно восьмиядерное 15-плоидное. Тип "Fritillaria" ("Lilium") характеризуется слиянием и триплоидией ядер халазальной группы (соответственно центральное ядро здесь тетраплоидное)

Исключительное разнообразие зародышевых мешков цветковых усугубляется такими реликтовыми или производными особенностями, как многоядерные (до 150 у Sparganium) и высокополиплоидные (у сложноцветных) состояния халазального аппарата, антиподальные и синергидные гаустории, разрастание зародышевого мешка по столбику [Johri, Ambegaokar, 1984; Venturelli, 1984], к обсуждению которых мы еще вернемся. Столь же разнообразны развитие пыльцевой трубки и пути ее проникновения к зародышевому мешку. Примечательно, что во многих

случаях содержимое пыльцевой трубки изливается в одну из синергид (если они не дегенерируют до вхождения пыльцевой трубки, как у орхидных).

Важнейшей особенностью цветковых считается двойное оплодотворение, при котором один из спермиев оплодотворяет яйцеклетку, другой — одно из полярных ядер или продукт их слияния — вторичное ядро зародышевого мешка, образуя диплоидную зиготу и триплоидное ядро эндосперма. Хотя двойное оплодотворение в типичной форме голосеменным не свойственно, отдельные его компоненты — функционирование обоих спермиев, слияние ядер и даже образование двух зигот в архегонии (Ephedra, изредка Taxales) или зародышевом мешке (Gnetum) — у них известны. В то же время у покрытосеменных этот процесс весьма изменчив и по временным соотношениям таких событий, как сингамия и тройственное слияние, слияние полярных ядер и оплодотворение, и по числу участвующих в них ядер, и по уровню плоидности первичного ядра эндосперма. У Onagraceae двойного оплодотворения в типичной форме вообще не происходит.

Следовательно, и этот признак не дает абсолютного разграничения. Хотя многие рассматривают его как доказательство монофилии антофитов, исследователи, глубоко изучавшие процесс двойного оплодотворения, признают возможность его параллельного возникновения в разных группах на основе акселерации [Герасимова-Навашина, 1968]. К тому же использовать его в качестве главной или даже единственной универсальной особенности цветковых мешает то обстоятельство, что у огромного числа видов оплодотворение вообще не изучено.

ЭМБРИОГЕНЕЗ

Образование клеточной стенки после первого деления зиготы считали универсальной особенностью цветковых, отличающей их от голосеменных, имеющих, как правило, свободноядерную фазу развития предзародыша (с единичными исключениями, отмеченными в следующем разделе). Однако свободноядерное развитие до 64—128-ядерного (иногда 256-ядерного) ценоцита было описано у Paeonia [Яковлев, Иоффе, 1965]. Одни исследователи считают его первичным, другие — производным.

Первое деление зиготы у многих цветковых поперечное, как у птеридофитов, но у Peperomia, Balanophoraceae и некоторых Loranthaceae — продольное (этот тип эмбриогенеза известен как "перечный"). Последующие деления могут быть беспорядочно (косо) ориентированы, как у Degeneria (и птеридофитов). Гораздо чаще, однако, эти деления следуют определенным схемам, различающимся между собой как по ориентировке, так и по той роли, которую играют продукты первого деления — терминальная и базальная клетки — в формировании предзародыша. Чаще всего выделяют пять типов: астероидный, хеноподиоидный, круцифероидный, соланоидный и кариофиллоидный. Я расположил их в порядке убывания вклада базальной клетки, которая в первом типе дает начало суспензору и значительной части зародыша, включая гипокотиль, а в последнем вообще не делится (соответственно суспензоры у них негомологичны). Эти типы не приурочены к какому-либо семейству или порядку, как можно было бы заподозрить по их названиям, а пересекают традиционные систематические границы, причем более одного типа совмещается в таких семействах, как магнолиевые и бобовые. Развитие суспензора обнаруживает корреляцию с типом нуцеллуса и эндосперма [Nikiticheva, 1983].

Эндосперм цветковых негомологичен так называемому эндосперму голосеменных и в сущности представляет собой дезорганизованный предзародыш, воспринявший функцию запасающего органа. Аналогия с полиэмбрионией у голосеменных тем более правомочна, что в обоих случаях происходят дезорганизация и поглощение зародышей и что развитие эндосперма нередко следует традиционной для голосеменных схеме раннего эмбриогенеза, а именно проходит свободноядерную стадию. Однако у "примитивных" Magnoliaceae, Piperaceae, Ranunculaceae, Nymphaeaceae эндосперм, за редкими исключениями, изначально клеточный. Гелобие-

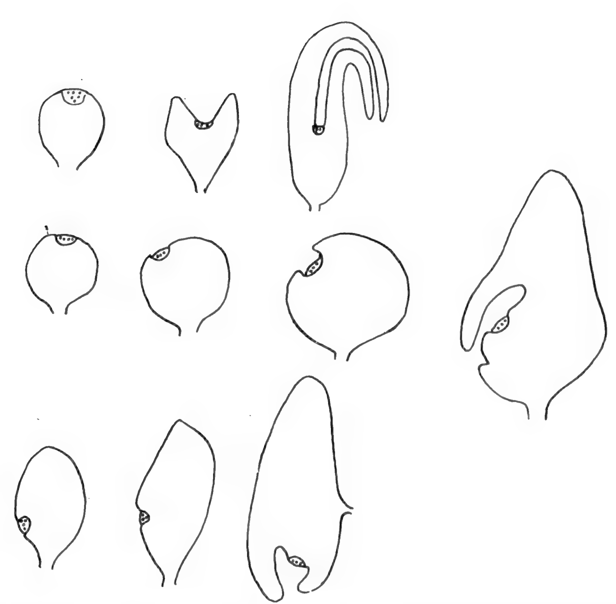


Рис. 8. Развитие семядолей у однодольных в сравнении с двудольнымви: верхний ряд — Cerastium pumilum, средний — Cocos nucifera, нижний — Cyperus fuscus, точками обозначена "покоящаяся зона" [Guignard, 1983]

вый тип, сочетающий первое клеточное деление с последующим свободноядерным, свойствен однодольным и, может быть, в не вполне гомологичной форме — некоторым двудольным, в частности действительно примитивной Kingdonia [Mu Xi-Jin, 1984]. Тип эндосперма в какой-то мере связан с типом нуцеллуса (у крассинуцеллярных семян чаще клеточный) и размерами семени.

Преимущество двойного оплодотворения обычно усматривают в генетической общности зародыша и его питательного субстрата — эндосперма. Однако роль эндосперма в питании зародыша во многих случаях гипотетична. У семейств с очень мелкими семенами (Orchidaceae, Podostemonaceae) развитие эндосперма подавлено. У многих архаичных форм зрелые семена не содержат эндосперма.

В морфологии проростка наиболее примечательно число семядолей, по которому покрытосеменные формально разделены на два подкласса — двудольных и однодольных. Среди двудольных в виде исключения встречаются формы, у которых больше двух семядолей (Degeneria, некоторые магнолиевые). По аналогии с хвойными, в эволюции которых намечается переход от много- к двусемядольности, эту особенность считают первичной, хотя она может быть и производной. Ranunculus ficaria и еще 11 видов двудольных из шести семейств имеют одну семядолю — по общему мнению, производный признак, называемый "псевдомонокотилией", возникающий в результате слияния двух семядолей или редукции одной из них, т.е. посредством синкотилии или гетерокотилии. Оба модуса подтверждаются переходными формами. У нескольких десятков видов основания семядолей срастаются, образуя влагалищную трубку, тогда как Peperomia имеет гетероморфные семядоли, одна из которых гаусториальная.

Вопрос о том, в какой мере истинная однодольность отличается от "псевдомонокотилии" двудольных и какую роль играли синкотилия и гетерокотилия в происхождении однодольных, остается неясным.

Однодольным свойственны гипогеальные проростки с единственной семядолей, основание которой образует влагалищную трубку, а дистальная часть преобразована в гаусториальный орган (особенно мощный у пальм). Терминальная позиция

семядоли, на первый взгляд отличающая ее от латеральных семядолей двудольных, в ряде случаев оказывается псевдотерминальной (т.е. семядоля закладывается латерально и в процессе роста сдвигает первичный апекс), как у некоторых Cyperaceae, Potamogetonaceae и Hydrocharitaceae. Среди двудольных аналогичное развитие семядоли описано у Claytonia (Portulacaceae). Более того, у пальм закладываются две латеральные меристематические зоны, одна из которых дает начало семядоле, замещающей первичный апекс [Guignard, 1984] (рис. 8).

Тем не менее известно и строго терминальное развитие семядоли, как у Lemna, подтверждающее предположение А. Арбер о негомологичности семядолей однодольных и двудольных [Arber, 1925]. Еще большие трудности возникают в связи с гомологизацией специфических органов проростка злаков (щиток, колеоптиль, эпибласт), которые по характеру развития и функциональной специализации сопоставляются с гипокотилем, двумя семядолями, единственной семядолей, ее гаусториальной и влагалищной частями [Терехин, 1984], тремя первыми листьями [Negbi, Koller, 1962], пластинкой, влагалищем и лигулой [Cocucci, Astegiano, 1978], двумя слившимися семядолями (щиток) и профиллом [см.: Цвелев, 1987].

Еще раз заметим, что обязательная гомологизация всех органов внутри группы — дань типологическому мышлению в морфологии. Сейчас уже с известной долей уверенности можно говорить по крайней мере о двух типах однодольных, один из которых — с псевдотерминальной семядолей — отличается от двудольных главным образом асимметрией развития зародыша [Герасимова-Навашина, 1972], а другой вообще не имеет зародышевых листьев, гомологичных семядолям. Что же касается проростка злаков, то его, быть может, следует сопоставить с односемядольным проростком Nymphaea, у которого колеоптиль появляется из семени раньше корешка (граминоидная черта) и лопасти обеих семядолей (одна из которых редуцирована) образуют массивный гаусторий [Philomen, Shah, 1985]. И наконец, может быть, истинные его гомологи найдутся за пределами класса антофитов [Mestre, Guédes, 1983].

ЦИТОЛОГИЧЕСКИЕ И БИОХИМИЧЕСКИЕ ПРИЗНАКИ

Подробное рассмотрение цитологических и биохимических признаков не входит в нашу задачу. Отметим лишь, что они подтверждают сложившееся на основании анализа морфологического строя впечатление эволюционной разнородности покрытосеменных.

Их хромосомные числа чрезвычайно разнообразны: от $n=2$ у Haplopappus gracilis до $n=265$ у Poa litorosa. Но если исключить явно производные гаплоидные и высокополиплоидные формы, то среди оставшихся можно (условно из-за неполноты данных) наметить три модальных уровня: $n=5$—8, $n=12$—14 и $n=19$—21. Их нередко считают производными от исходного основного числа $n=7$—8 путем анэуплоидии, полиплоидии или сочетания этих процессов [Grant, 1975; Stebbins, 1974]. Фактически относительно хорошо изучена лишь редукционная анэуплоидия, проявляющаяся главным образом в эволюции многолетних и особенно однолетних травянистых форм [Grant, 1975]. Восходящая анэуплоидия значительно хуже документирована. У Annonaceae и Onagraceae с нею связывают переход от $n=7$ к $n=9$. Соотношение анэуплоидии и полиплоидии в происхождении более высоких чисел не вполне ясно. Среди архаичных форм к низшему уровню относятся Paeonia — $n=5$, Annonaceae — $n=7$–9, к среднему — Winteraceae — $n=13$, Euptelea — $n=14$, Illicium — $n=14$ и к высшему — Magnoliaceae — $n=19$ и ряд форм, относимых к Magnoliales или рассматриваемых как промежуточные между этим порядком и Hamamelidales. Однако поскольку эта группа включает в основном палеополиплоидные формы, то небольшие расхождения в хромосомных числах могут свидетельствовать не столько об анэуплоидных процессах, сколько о различных исходных кариотипах. Так, Trochodendron, предполагаемое связующее звено

между магнолиевым и гамамелидовым комплексами, имеет 2n=40 (не 2n=38, как считали ранее), произошедшее в результате робертсоновских слияний от гексаплоидного 2n=42 и противоречащее сближению с магнолиевыми [Ratter, Milne, 1973].

Хотя ряд исследователей считают Annonaceae единственной группой древесных раналиевых, сохранившейся на диплоидном уровне, приписывая остальным полиплоидное происхождение [Walker, 1972], нельзя не отметить, что голосеменные в основном распределяются по тем же модальным уровням (Ephedra, x=7, хвойные, x=12, Welwitschia, x=21) и, таким образом, полиплоидизация могла состояться еще у предковых форм, не относящихся к антофитам.

Особенностью цветковых, которая отличает их от голосеменных (Муратова, 1986) и, возможно, сыграла определенную роль в эволюции, считают морфологическую дифференциацию половых хромосом. Различия в размерах половых хромосом выражены, в частности, у таких архаичных групп, как Ranunculaceae. Вместе с тем это отнюдь не универсальная черта "примитивных" антофитов, механизмы определения пола которых весьма разнообразны.

Из молекулярных методов филогенетического исследования чаще всего используют сравнительный биохимический анализ пластид ситовидных элементов, флоэмных белков, разнообразных продуктов вторичного метаболизма, сопоставление аминокислотных последовательностей цитохромов, карбоксилаз и других ферментных систем. Эти методы пока несовершенны и нередко дают противоречивые результаты отчасти из-за неоправданных экстраполяций по небольшому числу исследованных экземпляров, сопоставления данных, полученных по различным органам и тканям (которые могут различаться биохимически), негомологичности сравниваемых соединений (различных путей их биосинтеза).

В то же время нельзя не отметить, что большинство биохимических исследований показывает значительную разобщенность не только подклассов, но и надпорядков покрытосеменных, отсутствие близких родственных связей между ними, и в частности весьма обособленное положение магнолиевого комплекса (который, впрочем, тоже неоднороден) и в то же время его относительно высокое положение на цитохромных, карбоксилазных и других молекулярно-филогенетических древах [Bate-Smith, 1972; Boulter et al., 1972, Благовещенский, 1975; Kubitzki, 1973; Kubitzki, Gottlieb, 1984a, b; Martin, Dowd, 1984, 1986].

Эти данные противоречат представлению морфологов о магнолиевом комплексе как исходном для всех цветковых. В частности, для магнолиевых не характерны такие алкалоиды, как таннины, используемые в качестве репеллентов в большинстве групп двудольных. Чтобы снять это противоречие, А. Кронквист предположил, что по мере "привыкания" фитофагов к репеллентам исходного магнолиевого комплекса производные от него группы переходили на другие алкалоиды, в частности на таннины [Cronquist, 1977]. Однако весьма архаичный гомоксильный род Trochodendron имеет танниноносные клетки в околоплоднике [Mohana Rao, 1981]. Кроме того, поскольку таннины есть у современных и ископаемых голосеменных, то "привыкание" к ним должно было проявиться еще раньше. Логичнее на основе этих данных предположить непосредственную филогенетическую связь групп, имеющих таннины, с голосеменными, минуя магнолиевый комплекс.

ВЫВОДЫ

Выводы из предпринятого в этой главе анализа морфологического строя носят, как и все обсуждение, предварительный характер и в основном сводятся к следующему.

1. Филогенетические построения сравнительной морфологии получены практически без привлечения исторической информации и не согласуются с нею.

2. Определение первичных — производных признаков по корреляции с другими

признаками большей частью недостоверно из-за мозаичности семофилетических процессов. Архаичность одних черт организации обычно компенсируется высокой специализацией других (например, пластинчатых тычинок магнолиецветных — наиболее специализированных пыльцевых органов антофитов). Оценка статуса признака по его приуроченности к предположительно примитивным или производным группам чревата логической циркулярностью (простые листья первичны, так как они свойственны магнолиевым, которые примитивны, поскольку имеют наряду с прочим простые листья).

3. Классическая филломная интерпретация флоральных органов и основанная на ней филогенетическая оценка признаков (наиболее примитивны листовидные органы) неприемлемы по крайней мере в большинстве случаев.

4. Типологический внутригрупповой анализ предполагает выделение какого-то одного состояния признака в качестве исходного для всех остальных и автоматически ведет к признанию монофилетического происхождения любой группы, препятствуя непредвзятому анализу филогенетической ситуации. Монофилия — чаще всего артефакт типологического мышления.

5. Систематическое единство антофитов преувеличено за счет ложных гомологий и недостоверных семофилетических связей. В качестве наиболее очевидных примеров можно привести трехпучковую карпель, якобы типичную (исходную) для всего класса, в действительности снабжаемую в одних случаях тремя независимыми следами, принадлежащими разным стелярным симподиям, в других — одним следом, ветвящимся в основании карпели, в третьих — одним следом стелярного и двумя кортикального происхождения, в четвертых — четырьмя следами, два из которых, обычно дорсальные, сливаются, и т.д.; неправомочную, по крайней мере во многих случаях, гомологизацию семядоли однодольных с одной из семядолей двудольных; совершенно необоснованное, но ставшее уже хрестоматийным представление о происхождении трехбороздных пыльцевых зерен от однобороздных, рецептакулярной плацентации от аппендикулярной, акарпеллятных завязей от карпеллятных и т.п.

6. Сведение всего многообразия антофитов к одному архетипу основано на поверхностных аналогиях и не подтверждается ни современной сравнительной морфологией, ни данными кариологии и биохимии, свидетельствующими об эволюционной гетерогенности класса. Фундаментальные различия между подклассами прослеживаются по всем категориям признаков, тогда как предполагаемые переходные формы можно с равным успехом отнести за счет конвергенции. Надпорядки также в ряде случаев различаются по признакам, не имеющим семофилетических связей.

7. Ни один из архетипических признаков (гистологическое деление апекса на корпус и тунику, сосуды, клетки-спутники ситовидных элементов, многопорядковое сетчатое жилкование, циклический исходно многоклинный цветок, пыльцевые зерна с неламеллярной эндэкзиной, карпеллятная завязь, трехпучковая карпель, двойное оплодотворение, отсутствие ядерной стадии в развитии зародыша) не свойствен всем без исключения антофитам, что может свидетельствовать об отсутствии этих признаков у предка (предков) класса и их параллельном развитии в разных эволюционных линиях.

8. Межгрупповое сравнение антофитов и других семенных растений показывает, что прототипические состояния признаков могут быть найдены за пределами класса, и притом в разных неантофитных группах.

9. Представление о филогенетической уникальности архетипических признаков антофитов систематически опровергается открытием тех же или близких состояний признаков (включая сосуды, ангиоспермию, ядерный зародышевый мешок, двойное оплодотворение и т.д.) в других группах семенных растений.

10. "Проклятая тайна" происхождения цветковых искусственно усугубляется преувеличением морфологического единства антофитов и их обособленного поло-

жения в системе высших растений (в частности, возведением их в ранг типа), необоснованным огульным зачислением антофитных признаков других групп (сосудов у Gnetum, двойного оплодотворения у Cephalotaxus и Ephedra) в разряд ложных гомологий, семантических барьеров (создаваемых такими определениями, как "цветок — это орган цветкового растения"). В действительности абсолютных различий между антофитами и другими спермофитами, по-видимому, не существует.

ГЛАВА 3

ГОЛОСЕМЕННЫЕ И ПРОАНГИОСПЕРМЫ

Как показано в предыдущей главе, почти не существует признаков, которые были бы свойственны только антофитам и не встречались хотя бы в видоизмененной форме у голосеменных. Причем ангиоспермные и проангиоспермные признаки, а также эволюционные тенденции, ведущие к ангиоспермии, цветку, характерной для антофитов морфологии вегетативных органов, проявились в различных группах голосеменных, что указывает на широкое распространение эволюционного параллелизма и возможность выхода на проангиоспермный уровень нескольких эволюционных линий.

Следовательно, для восстановления эволюционной истории отдельных признаков (семофилогении) и класса антофитов в целом нам необходимо углубиться в морфологию других семенных растений с момента их возникновения. Имеющиеся в литературе обзоры морфологии и системы голосеменных [Taylor, 1981; Meyen, 1984; Crane, 1985; Doyle, Donoghue, 1986] не отвечают этим целям, поскольку в них проанализированы далеко не все интересующие нас признаки и, кроме того, в силу быстрого накопления данных они уже несколько устарели.

Наиболее крупные таксоны голосеменных, объем которых не вызывает больших разногласий, — это порядки. Входящие в них растения сходны по ряду признаков и образуют естественные группы. В противоположность этому надпорядковые таксоны основаны на единичных признаках, таких, как маноксильное или пикноксильное строение древесины, размеры листьев (цикадофиты и кониферофиты), развитие семян на листовых или осевых органах (филлоспермия—стахиоспермия), подвижные мужские гаметы и особенности эмбриогенеза (в частности, префанерогамия). Они отражают этапы эволюции тех или других структур, а не филогенетические отношения между порядками. Главное требование к надпорядковым подразделениям, вероятно, заключается в том, чтобы они не пересекали естественные порядки. С этой точки зрения мне представляется наиболее удачным деление по организации репродуктивных органов, в котором отражена степень интеграции и специализации их частей. Нестробилированные пыльцевые и семенные органы характерны для растений, называемых обычно птеридоспермами, стробилированные — для цикадофитов и сложно стробилированные — для кониферофитов. К проангиоспермам отнесены голосеменные с ангиоспермоидным строением репродуктивных органов. Соответственно предлагается следующая группировка порядков:

Pteridospermidae
- Lagenostomales
- Hydrospermales
- Trigonocarpales
- Callistophytales
- Gigantopteridales

Cycadidae
- Glossopteridales
- Vojnovskyales
- Peltaspermales
- Corystospermales
- Pentoxylales
- Nilssoniales
- Cycadales
- Ginkgoales

Coniferidae
- Cordaitales
- Walchiales
- Coniferales

Proangiospermidae
- Caytoniales
- Bennettitales
- Czekanowskiales
- Gnetales

Надпорядки приблизительно соответствуют традиционному делению голосеменных на птеридоспермов, цикадофитов, кониферофитов и гнетофитов, однако объединение беннетитов с саговниками ("цикадофиты") или гинкговых с хвойными ("кониферофиты"), на мой взгляд, неприемлемо, так как не отражает ни существенного сходства, ни филогенетических связей, ни, наконец, этапов эволюции.

ПРОГИМНОСПЕРМЫ И ПЕРВЫЕ СЕМЕНА

Во второй половине девонского периода встречались растения со стеблями типа Callixylon, которые по строению пикноксильной вторичной ксилемы с окаймленными порами на радиальных стенках трахеид мало отличались от хвойных. Ч. Беком [Beck, 1960] показана их связь с листовыми органами типа Archaeopteris, которые напоминают перистые листья папоротников (в прошлом принимались за таковые), но в действительности представляют собой уплощенные ветви. Они лишены листовой пластинки, или их конечные разветвления срастаются в клиновидную лопастную пластинку. Фертильные ветви несли спорангии, располагавшиеся чаще всего двурядно. У гетероспоровых видов микроспорангии перемежались с мегаспорангиями. Споры в тех и других развивались в тетраэдрических тетрадах.

Эти растения были названы прогимноспермами главным образом из-за конифероидного строения древесины. У них не обнаружено ни семяпочек, ни структур, переходных от спорангиев к семяпочкам. В то же время из девонских отложений описаны редкие находки изолированных семяподобных органов. Наиболее древняя из них, происходящая из фаменского яруса верхнего девона, представляет собой купулу из сросшихся дихотомически ветвящихся лопастей, снабжаемых пучками из лестничных и кольчатых трахеид, и содержащую единственную радиально-симметричную семяпочку размерами 5—6×2 мм с четырех-пятилопастным интегументом, проксимально сросшимся с нуцеллусом на треть длины [Gillespie et al., 1981]. Верхушка нуцеллуса выступает наподобие сальпинкса. Обнаружена толстая мегаспоровая мембрана.

Из более высоких слоев девона описана Archaeosperma arnoldii — купулы примерно такого же строения, содержащие по две радиоспермические семяпочки длиной около 4 мм. В основании крупной мегаспоры сохранились

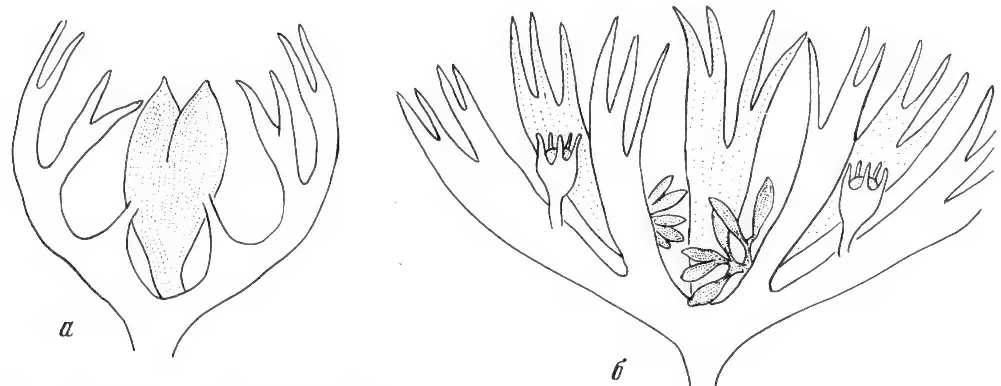


Рис. 9. Происхождение семяпочки и купулы

а — гипотетический прототип семени, основанный на Moresnetia, два сросшихся спорангия в центре соответствуют протонуцеллусу; *б* — моноклинная купула Hydrasperma с семяпочками и спорангиями на ветвящихся лопастях, реконструкция [по: Long, 1977; Matten et al., 1980]

остатки трех недоразвитых мегаспор, свидетельствующие о тетраэдральной конфигурации тетрады.

Наряду с этими радиоспермическими семяпочками в девоне известны также очень мелкие платиспермические типы Spermolithus [Chaloner et al., 1977].

В конце девона появились формы, по строению синтеломных систем мало отличающиеся от прогимноспермов, но обладающие семяпочками, которые развивались среди разветвлений этих систем [Matten et al., 1980]. Переход от спорангия к семяпочке не прослежен, но у некоторых растений, в частности из девона Средней Сибири, по данным Т.В. Захаровой и автора, псевдомоноподиально ветвящиеся длинные побеги несли боковые и верхушечные брахибласты из дланевидно расположенных, многократно дихотомирующих веточек. Фертильные брахибласты оканчивались трехмерными пучками частично сросшихся спорангиев с двураздельнной верхушкой. Если эти структуры дали начало купулятным семяпочкам, то интегументы и купулы могли образоваться из стерилизованных спорангиев, тогда как нуцеллус возник из спорангия или скорее двух слившихся спорангиев, расположенных в центре (рис. 9).

PTEROSPERMIDAE

Птеридоспермы нередко рассматриваются как наиболее вероятные предки цветковых, однако морфологические и таксономические границы этой группы до сих пор не были четко определены, что открывало дорогу для всевозможных разночтений. Если включать в нее все семенные растения с папоротниковидной листвой, то саговниковые и уж, во всяком случае, Bowenia попадут под это определение. Отличие "типичных" палеозойских птеридоспермов состоит главным образом в том, что им не свойственна стробилярность репродуктивных органов, развивающихся как части сложных фолиарных систем. Этим они отличаются как от саговниковых (у которых, впрочем, наблюдается вторичная дестробиляция), так и от пермских и мезозойских "птеридоспермов", спорангиофоры и овулифоры которых по крайней мере отчасти стробилированы.

Были предложены параллельные классификации птеридоспермов по стеблям — Calamopityales, Lyginopteridales, Medullosales и семяпочкам — Radiospermae и Ptatyspermae или Lagenostomales, Trigonocarpales, Cardiocarpales (последняя группа включает также семяпочки и семена кордаитовых). Деление палеозойских семян на радиально- и двусторонне-симметричные предложил в 1874 г. А. Броньяр, отмечавший в то же время неустойчивость этого признака у гинкго и саговника. Впоследствии тип симметрии всегда учитывался, но ему не придавали значения основного классификационного критерия, памятуя о сочетании радиальных и билатеральных семян у Cyperales и Polygonales. Наиболее широкое признание получила классификация, предложенная А. Сьюордом (Seward, 1917).

В настоящее время большинство исследователей отказались от деления на каламопитиевых и лигиноптериевых в ранге порядков, выделяя один порядок Lyginopteridales с тремя семействами — Lyginopteridaceae, Calamopityaceae и Buteoxylonaceae. Различия между ними сводятся в основном к характеру ветвления протоксилемного симподия и строению листовых следов (четырехлопастных, в черешке U-образных у первого семейства; цилиндрических, многократно ветвящихся в коре, входящих в черешок восемью отдельными пучками у второго; T-образных у третьего), причем известны переходные формы. Эти типы стеблевой анатомии сочетаются с семяпочками различного строения, среди которых можно выделить по крайней мере два фундаментальных типа в ранге порядков — Lagenostomales и Hydrospermales.

LAGENOSTOMALES

Для порядка характерны бокаловидные или розетковидные купулы с единственной семяпочкой. Стебли тонкие, протостелические, с переходами к эустеле [Taylor, Millay, 1981]. Крупные центральные трахеиды, встречающиеся у Heterangium и других протостелических родов, возможно, представляют собой видоизмененные водозапасающие паренхимные клетки [Mapes, 1985]. В таком случае возможны встречные переходы от эустелы к псевдопротостеле.

Склеренхимные тяжи в коре образуют характерный сетчатый рисунок (отсюда название Dictyoxylon для отпечатков коры). У Schopfiastrum между ними проходят смоляные каналы. На стебле и других органах нередко развиты крупные железки. У ряда форм описано пазушное ветвление.

Листорасположение спиральное, реже декуссатное (Schopfiastrum decussatum). Листья трижды-четыреждыперистые, вильчатые в основании (ниже первых перьев или выше немногих редуцированных перьев). Перышки типа Sphenopteris или Mariopteris, нередко инволютные, билатеральные, гипостомные, устьица чаще аномоцитные, также парацитные. Обычны гидатоды на концах жилок и секреторные полости [Taylor, Millay, 1981]. У ранних форм листья типа Rhodea (связаны со стеблями Heterangium) представляли собой слабоуплощенную синтеломную систему, почти как у прогимноспермов [Jennings, 1976]. Среди более поздних форм Diplothmema имела перышки с одной жилкой.

Пыльцевые органы ветвящиеся, у ранних форм типа Rhodea — как части синтеломных систем, у поздних — более уплощенные и чередующиеся со стерильными сегментами, несущие радиальные или (чаще у геологически более молодых форм) билатеральные синангии, конечные и прямые на вильчатых спорангиофорах (Telangium) или абаксиальные и висячие на пельтатных спорангиофорах (Feraxotheca). Спорангии сросшиеся основаниями (и у Feraxotheca, очевидно, погруженные основаниями в щиток), разделяющиеся при созревании и вскрывающиеся продольной щелью на внутренней стороне (рис. 10). Род по отпечаткам Crossotheca в ряде случаев мало отличается от Feraxotheca по строению синангиев, развивающихся на веточках третьего порядка фертильных ветвей (перьев), которые в некоторых случаях чередуются со стерильными, несущими сфеноптероидные перышки [Stubblefield et al., 1982]. У одного вида описаны сложные синангии из трех сросшихся простых. Пыльцевые зерна (предпыльца) безмешковые, с трехлучевым, реже однолучевым тетрадным рубцом, не дифференцированным инфратектумом и гомогенной нэкзиной, практически не отличаются от спор птеридофитов.

Lagenostoma lomaxii, семенной орган Lyginopteris oldhamia, представляет собой черешковую лопастную купулу, содержащую одну прямую семяпочку с толстым трехслойным интегументом, образующим конусовидное микропиле, изнутри септированное ребрами или складками, которые, вероятно, отражают первичную лопастность. Интегумент снабжается девятью коллатеральными проводящими пучками, которые протягиваются вдоль всей его длины. Нуцеллус проксимально соединен с интегументом, не васкуляризован, его верхушка образует характерный опылительный орган — лагеностом (рис. 11).

Среди специалистов по палеозойским семенам существует некоторый разнобой в названиях частей этого сложного органа, впервые описанного У. Уильямсоном в 1876 г., поэтому нам придется сначала уточнить терминологию. Лагеностом образует широкую пыльцевую камеру, отделенную более или менее отчетливой перетяжкой от дистальной части — сальпинкса, который в типичном случае имеет форму воронки и служит пыльцеприемником. Внизу лагеностом отделен от зародышевого мешка плинтом — нуцеллярной тканью, образующей днище пыльцевой камеры. Над плинтом выступает центральная колонка, поднимающаяся в одних случаях до верхушки сальпинкса, в других — только до его основания. Если эта колонка мощно развита, как у лагеностомы,

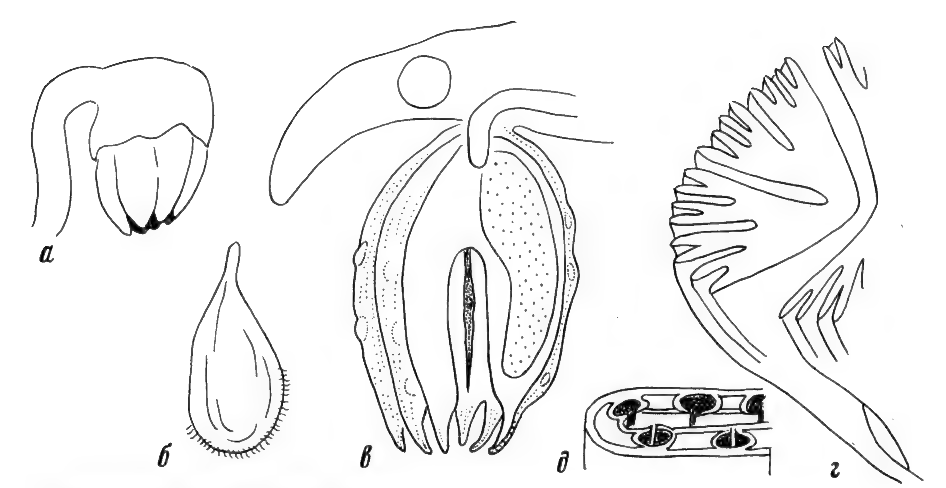


Рис. 10. Пыльцевые органы птеридоспермов

а — спорангиофор Feraxotheca с проксимально сросшимися спорангиями; *б* — синангий Schopfitheca, внешне похожий на семяпочку; *в* — синангий Idanothekion в разрезе; *г, д* — сложный синангий Dolerotheca и схема расположения трубчатых спорангиев [Millay, Taylor, 1979; Rothwell, 1980]

то пыльцевая камера принимает кольцевую форму. Здесь центральная колонка выступала из микропиле и при опылении служила секреторным органом, а после него запечатывала пыльцевход (лагеностомовые не имели других приспособлений для запечатывания микропилярного канала после прохождения пыльцы).

Вариации на ту же тему представляют собой семена Genomosperma с лопастным почти до основания интегументом, вероятно, наиболее примитивные [Long, 1960], с длинным воронковидным сальпинксом, который у Conostoma приобретает почти сферическую форму. У этого относительно хорошо изученного рода довольно длинный микропилярный канал снизу открывается в сальпинкс, который после опыления запечатывался короткой центральной колонкой. В сальпинксе и колонке есть клетки с лестничными утолщениями, указывающие на секреторную функцию [Stubblefield et al., 1984]. Выделяемая ими жидкость, вероятно, заполняла микропилярный канал и лагеностом. Проводящие пучки входили в склеротесту, продолжались вдоль эндотесты и оканчивались (на уровне сальпинкса) в характерных лакунах склеротесты. Примечательная особенность Conostoma состоит в том, что, хотя верхняя часть семяпочки радиально-симметрична, нижняя, по крайней мере у некоторых видов, скорее билатеральна, с двумя небольшими выростами, причем рубчик расположен несколько эксцентрично [Long, 1977c]. У других видов развивались радиальные выросты (Conostoma villosum), ребра, халазальные кили [Taylor, Millay, 1981].

Наиболее специализированны, по-видимому, семяпочки Sphaerostoma, связываемые с Heterangium. Купула здесь образует слегка лопастное внешнее микропиле, т.е. она превращена в наружный интегумент. Внутреннее интегументальное микропиле также лопастное, с характерной оторочкой (см. для сравнения Gnetum). Сальпинкс редуцирован, и крышечка пыльцевой камеры срастается с центральной колонкой, отделяясь от нее кольцевой щелью лишь во время опыления. Отмечается тенденция к уменьшению размеров семян, которые у некоторых позднекаменноугольных форм не превышали 1 мм в длину.

Археспорий лагеностомовых, по-видимому, крассинуцеллятного типа, с развитой париетальной тканью. Зрелый мегагаметофит заполнял нуцеллус, и архегонии

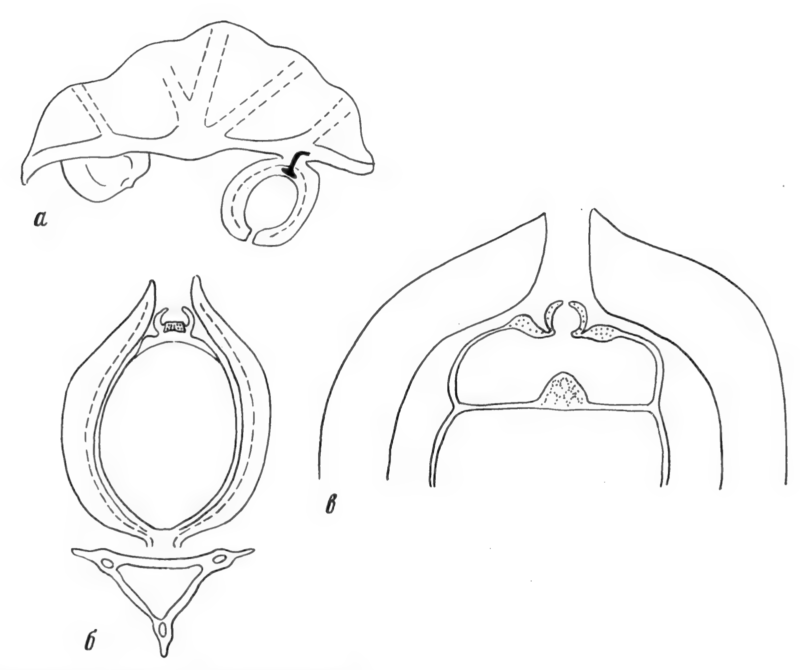


Рис. 11. Семенные структуры птеридоспермов

а — листовидный овулифор с семяпочками Callospermarion; *б* — семяпочка Eurystoma trigona в продольном и поперечном сечениях; *в* — пыльцевая камера с колонкой и лагеностом Conostoma williamsonii [Rothwell, 1981; Long, 1969; Staubblefield et al., 1984]

располагались непосредственно под пыльцевой камерой. На верхушке мегагаметофита обычно развивался колонковидный вырост — так называемый "шест" (tent-pole), который протыкал плинт и упирался в выемку основания центральной колонки лагеностома, поднимая ее после опыления (шест, как известно, сохранился у некоторых современных голосеменных, но функция его, очевидно, сменилась с механической на преимущественно секреторную). У лагеностомы было три апикальных архегония [Long, 1977c]. У некоторых форм (Physostoma) плинт сильно редуцирован.

Такие признаки, как нестробилированные купулы и нектарные железки, возможно, связаны с насекомоопылением. Хотя в пыльцевых камерах часто обнаруживается пыльца, сведения о развитии микрогаметофита и опылении противоречивы. Тельца, которые в прошлом принимали за сперматогенные клетки или сперматозоиды, на самом деле, скорее всего, представляют собой спорангии грибов, которые поражали как микроспоры, так и в особенности лагеностомы. Семяпочки большей частью опадали до оплодотворения, и в развитии зародыша, вероятно, не было покоящейся фазы.

HYDROSPERMALES

Купулы в виде синтеломных фертильных систем, двураздельные, многолопастные, проксимально более или менее сросшиеся, с многочисленными (у производных форм с двумя—четырьмя) семяпочками, изредка содержащие также микроспорангии (Hydrosperma). Анатомия осевых органов типа Calamopityaceae или Buteoxylonaceae (см. выше). Первичная проводящая система в виде непрерывных или прерывистых (Stenomyelon) открытых симподиев из осевых протоксилемных тяжей и листовых следов, каждый из которых

связан лишь с одним, реже двумя (Diichnia) и более (Questora) симподиями. Вторичная древесина пикноксильная или маноксильная.

Такие формы, как Sutcliffia, Bostonia и особенно Questora, рассматриваются как связующее звено между каламопитиевыми и медуллозовыми. У последнего рода наблюдается обильное ветвление листовых следов, отходящих на разных уровнях от четырех симподиев крестовидной протостелы [Mapes, Rothwell, 1980]. В черешках листьев насчитывается до 35 периферических и около шести центральных пучков. Такая организация листового следа, а также длинно низбегающие черешки, секреторные каналы в черешках и "спарганум" характерны для медуллозовых. Questora промежуточна в морфологическом, но не в филогенетическом смысле, поскольку ей свойственно необычное для птеридоспермов и, вероятно, специализированное декуссатное листорасположение.

Хотя каламопитиевые описаны по разрозненным органам, в одном случае благодаря исследованиям А. Лонга получена довольно полная реконструкция целого растения со стеблем Stenomyelon, листовыми органами Alcicornopteris и семяпочками Eurystoma. Для Stenomyelon характерна трехлопастная протостела, метаксилема в основном из крупных сетчатых трахеид, протоксилема из лестничных и довольно рыхлая вторичная ксилема из точечных трахеид, с одно- и многорядными лучами. Листовые следы многократно ветвятся, постепенно теряя вторичную ткань. Коровые склеренхимные тяжи типа "спарганум".

Листовой орган Alcicarnopteris имеет вильчатый рахис, обе ветви которого представляют собой улиткообразно свернутые, многократно дихотомирующие синтеломные системы. Фертильные системы такого типа несли на внутренних веточках пучки из трех спорангиев или семяпочки, в то время как внешние, более уплощенные ветви прикрывали их, образуя подобие лопастной купулы. Семяпочки Eurystoma в сечении трехгранные, с окрыленным по трем основным ребрам, на верхушке трехлопастным интегументом. Нуцеллус сросшийся с интегументом вплоть до лагеностома (тогда как лопасти интегумента разделяются несколько выше этого уровня). Лагеностом образует широкую пыльцевую камеру с выпуклым плинтом, широко раскрытым сальпинксом и короткой дисковидной колонкой.

У сходных семяпочек Lyrosperma scotica (Samaropsis caudata по отпечаткам) сохранились мегаспоровая мембрана с трехлучевым рубцом и остатки недоразвитых мегаспор, указывающие на тетраэдальную тетраду [Pettit, 1969].

Можно предположить, что двустворчатые многосеменные купулы с многочисленными семяпочками, как у Calathospermum, образовались путем интеркалярного срастания проксимальных частей ветвящейся системы типа Alcicornopteris. У Hydrosperma парные двустворчатые купулы состоят из проксимально сросшихся, дистально свободных сегментов, лопасти которых смыкались над внутренней полостью (точнее, под нею, так как, по реконструкции А. Лонга, купулы были обращенными). Дистальные лопасти несут микроспорангии на коротких ножках, по одному на сегмент, тогда как проксимальные содержат от двух до шестнадцати семяпочек длиной около 1 мм, очень мелких для голосеменных, с 6—10-лопастным интегументом. Нуцеллус свободен лишь в верхней части, где образует конический лагеностом с развитой центральной колонкой, выступающей над лопастями интегумента. В колонке обнаружены клетки с лестничными утолщениями [Long, 1977a; Matten et al., 1980]. А. Лонг считает развитие микроспорангиев неустойчивым признаком купулятных структур, эволюционирующих в направлении гомоспоровости. Купулы Gnetopsis, описанные из верхнего карбона Франции и американского миссисипия [Gensel, Skog, 1977], содержали от двух до четырех несколько уплощенных семяпочек с длинными хохолками из апикальных волосков. Этот

род обычно сближают с лагеностомовыми, но для них многосеменные купулы не характерны. Хотя сходство Gnetopsis с гнетовыми было преувеличено первыми исследователями палеозойских семян, оно все же заслуживает внимания, особенно в связи с открытием гетероспоровых купул Hydrosperma.

TRIGONOCARPALES (MEDULLOSALES)

Медуллозовые известны по структурно сохранившимся остаткам стеблей, толщина которых от 1,3 см у Medulfosa pusilla до 50 см у самых крупных из пермских видов. Различия в размерах, длине междоузлий, стелярной организации, развитии адвентивных корней указывают на разнообразие форм роста. Формы с широко расставленными, длинно низбегающими листовыми черешками, толщина которых превышает толщину оси, могли быть лианами, относительно массивные с остающимися черешками — пахикаульными деревьями.

"Полистелическая" проводящая система медуллозовых, по-видимому, представляет собой сегментированную моностелическую, развившуюся на основе протостелы или переходного протоэустелического строения, встречающегося у лигиноптерид и каламопитиевых. Среди относительно полно изученных видов наиболее примитивное строение проводящей системы имеет Medullosa heterostelica из пенсильвания США [Stewart, Delevoryas, 1952]. В нижней части стебля различимы две первичные экзархные протостелы с небольшим количеством паренхимы и радиальным развитием вторичной ксилемы. Они ветвятся вначале симподиально, а на более высоких уровнях дихотомически, так что вся первичная полиархная стела расходуется на монархные протостелические пучки, часть из которых дифференцируется как листовые следы, многократно дихотомирующие и снабжающие листья того же и по меньшей мере двух последующих узлов. Другая часть представляет собой дополнительные стелы ("звездчатые кольца" на поперечных срезах), которые дистально сливаются и восстанавливают первичные стелы. Число осевых стел, таким образом, зависит от уровня среза. Основание листа отграничено от стебля окружающим его склеренхимным слоем. Листовые следы ("фолиарные стелы") вначале концентрические и содержат значительное количество вторичной ксилемы, которая постепенно теряется в ходе последовательных дихотомий. В основании листа пучки приобретают коллатеральное строение.

У этого вида еще относительно слабо выражена дифференциация стебля и листьев. В ходе эволюции в одних случаях исчезают дополнительные стелы, в других возрастает число первичных стел, которые могут анастомозировать и сливаться. Также утрачивается вторичная ксилема листовых следов [Stewart, Delevoryas, 1952; Delevoryas, 1955; Smoot, Taylor, 1981].

В центральной зоне встречаются крупные точечные трахеиды, погруженные в основную ткань, как у лигиноптерид, иногда развивается тонкая центральная стела (M. centrifolia). Трахеиды протоксилемы спиральные, лестничные и сетчатые. Вторичная ксилема с многорядными (у "фолиарных стел" с однорядными) лучами, трахеиды с округлыми многорядными порами на радиальных стенках. В коре развиты склеренхимные тяжи и секреторные каналы. Флоэма Medullosa в отличие от других палеозойских птеридоспермов содержит тангентальные слои волокон, как у саговниковых [Smoot, 1984]. Флоэмные волокна отмечены также во флоэме беннетитовых и мезозойских родов по стеблям, сближаемым с користоспермовыми. По классификации флоэмы современных голосеменных Medullosa попадает в тип "Chamaecyparis".

Благодаря характерному анатомическому строению массивных низбегающих черешков (Myeloxylon) с многочисленными коллатеральными пучками, расположенными диффузно или концентрическими кругами, и секторными каналами в гиподермальной зоне можно распознать листья медуллозовых, сохранившиеся отдельно от стебля. Это крупные перистые листья с более или менее кожистыми

языковидными или округлыми перышками, среди которых по форме и жилкованию выделяют морфологические варианты Neuropteris, Alethopteris, Linopteris, Odontopteris и др. Некоторые листья с сетчатым жилкованием также, вероятно, относятся к этой группе, так как по всем признакам, кроме анастомозов, они тождественны тем или иным формам с открытым жилкованием. Устьица некоторых видов описаны как парацитные, но по М. Рейману и Дж. Шабилону [Reihman, Schabilon, 1985] они скорее актиноцитны. Известно около двух десятков форм синангиатных пыльцевых органов медуллозовых. Среди них различают простые и сложные синангии [Millay, Taylor, 1979]. Из простых наиболее полно изученная Halletheca, которую считают близкой к исходному для этой группы типу [Taylor, Millay, 1981], представляет собой радиальный синангий из пяти-семи трубчатых спорангиев, погруженных в массивную основную ткань, в проксимальной части с пяти-семиугольный осью из толстостенных клеток, которая дистально сегментируется и расширяется в полую чашевидную структуру. В черешок синангия входит один проводящий пучок, отсылающий по одной ветви в дорсальную стенку каждого спорангия. Вскрывались спорангии продольной щелью на внутренней стороне, и пыльца, по-видимому, высыпалась в центральную чашу.

Этот тип синангия, вероятно, происходит от пучков радиально расположенных свободных спорангиев, которые известны у девонских птеридофитов. Стимулом к образованию синангиев нередко считают защиту отдельных спорангиев от высыхания или фитофагов [Taylor, Millay, 1981]. Более вероятна, однако, связь с насекомоопылением, так как у медуллозовых, подобно кантерофильным цветковым, возникла центральная чаша для сбора пыльцы, в которую открывались спорангии.

Синангии Rhetinotheca построены по тому же плану, но они сцеплены между собой эпидермиальными выростами, образуя компактную массу. У Parasporotheca соединение синангиев такое же, но индивидуальные спорангии не радиальные, а ложковидные или полукольцевые. Их происхождение — от уплощенных листовидных спорангиофоров или от радиальных выпадением одного из звеньев — пока спорно.

Примером сложного синангия может служить Dolerotheca — колокольчатый орган диаметром до 4 см, состоящий из четырех радиально расходящихся пликатных синангиев с многопорядковый системой складок, содержащих трубчатые спорангии, расположенные рядами [Dennis, Eggert, 1978]. Борозды между складками, образующие сложный рисунок на дистальной поверхности колокольчатого органа, по-видимому, служили для накопления высыпавшейся пыльцы.

Стоит отметить сходство некоторых синангиев с семенными органами, в прошлом служившее причиной ошибок при их определении. Может быть, насекомые, поедавшие пыльцу, делали аналогичную ошибку, и сходство с семяпочками имело адаптивное значение, способствуя опылению. В этой связи примечательны густоопушенные грушевидные синангии Schopfitheca [Delevoryas, 1964].

Пыльцевые органы располагались пучками на конечных (третьего порядка) веточках почти неуплощенной ветвящейся системы (Aulacotheca) или же развивались в положении перьев последнего порядка (Dolerotheca). Их соотношение со стерильными сегментами не вполне ясно. Сообщения о синангиях, прикрепленных абаксиально к пластинчатым перышкам, нуждаются в подтверждении [Millay, Taylor, 1979].

Наиболее распространенный тип пыльцевых зерен (предпыльцы) Monoletes — очень крупные, до 560 мкм (что согласуется с предположением о насекомоопылении), имевшие проксимальную однолучевую щель и две дистальные складки, по-видимому, гармомегатного назначения [Kurmann, Taylor, 1984]. Нэкзина ламеллярная, сэкзина (которая образуется в результате расслоения однородной ламеллярной сэкзины, т.е. представляет собой, в сущности, псевдосаккус)

альвеолярная. Встречаются также формы (Parasporites) с дифференцированными мешками [Dennis, Eggert, 1978]. Сложные синангии Potoniea продуцировали нетипичную для медуллозовых пыльцу с трехлучевой щелью, более сходную с предпыльцой лигиноптериевых (см. выше) и тонкой мембраной вокруг экзины, напоминающей периспорий птеридофитов и некоторых ранних птеридоспермов.

Семяпочки самого распространенного рода Pachytesta [Taylor, 1965; Smoot, Taylor, 1983, 1984] радиально-симметричные, интегумент трехслойный с тремя главными и различным числом дополнительных ребер, рассечен тремя радиальными швами, соответствующими внешним ребрам на саркотесте и внутренним на склеротесте (у некоторых форм Trigonocarpus он распадался на три створки). Во внешнем слое развиты секреторные полости. Нуцеллус свободен до основания и также имеет слабые ребра, соответствующие внутренним ребрам интегумента. Как интегумент, так и нуцеллус снабжены проводящей системой из многочисленных пучков, отходящих от халазального диска. Микропиле короткое, цельное. Верхушка нуцеллуса образует широкую пыльцевую камеру с коротким клювиком. У P. berryvillensis в пыльцевой камере обнаружена мешковая предпыльца Florinites, тогда как другие виды содержат билатеральные зерна Monoletes [Taylor, Eggert, 1969]. Тетрады с абортивными мегаспорами описаны у P. vera [Pettit, 1969]. Зрелый мегагаметофит полностью заполнял нуцеллус, представленный в таких случаях одним эпидермальным слоем. Иногда сохраняются два верхушечных архегония.

Другие формы семяпочек, принципиально сходные с вышеописанной, обнаруживают такие особенности, как разрастание саркотесты вокруг микропиле, образование микропилярных и халазальных воздушных камер, служивших поплавками (Codonospermum), развитие крыловидных выростов на килях, соединение периферийных проводящих пучков нуцеллуса в сплошную мантию, выстилающую дно пыльцевой камеры (Stephanospermum). Семяпочки, как и пыльцевые органы, располагались большей частью на конечных веточках неуплощенных ветвящихся систем или в положении перышка на листовидных органах. Известны также фертильные листья Alethopteris (листва медуллозовых) с относительно мелкими семенами на нижней стороне перышек [Millay, Taylor, 1979].

Во многих отношениях, в частности по строению микропиле и пыльцевой камеры, медуллозовые (тригонокарповые) ближе к современным голосеменным, чем лагеностомовые. Нуцеллярную проводящую систему многие исследователи расценивают как примитивную, полагая, что лагеностомовые утратили ее в результате срастания нуцеллуса с интегументом. При этом развитие внутренних ребер интегумента и противостоящих им выступов нуцеллуса у Pachytesta служит указанием на начавшееся срастание. Однако срастание этих органов обычно происходит за счет активности халазальной меристемы (гл. 5). В данном случае ребра скорее служили механической опорой нуцеллуса, как и предполагал Ф. Оливер. Я полагаю, что действительное слияние нуцеллуса с интегументом у этих семяпочек уже состоялось и что так называемые нуцеллярные пучки в действительности имеют интегументальное происхождение, тогда как единственный покров соответствует купуле лагеностомовых. Трехлучевые рубцы и абортивные мегаспоры, указывающие на тетраэдральную конфигурацию тетрады (в отличие от линейной у более поздних голосеменных), отмечены как у тригонокарповых, так и у лагеностомовых. Тем и другим, вероятно, было свойственно "префанерогамное" развитие зародыша после опадения семяпочки.

CALLISTOPHYTALES

Каллистофиты — открытая в последние годы, но уже весьма обстоятельно изученная группа птеридоспермов. Полную информацию о ней можно почерпнуть в недавних сводках [Rothwell, 1980; Taylor, 1981], поэтому я ограничусь предельно краткой характеристикой. Отдельные органы описаны из европейских местонахождений еще в прошлом веке, но лишь усилиями американских исследователей удалось восстановить целое растение, демонстрирующее уникальное сочетание филикоидных и конифероидных черт. Каллистофиты реконструируются как небольшие кустарниковые растения со стелющимся стеблем длиной около 0,5 м, широко расставленными перистыми листьями, пазушным ветвлением и адвентивными корнями, отходящими выше ветвей. Стебли толщиной до 3 см, эустелические, первичные ксилемные пучки мезархные или экзархные. Первичная проводящая система симподиальная из пяти осевых пучков и листовых следов, которые раздваиваются на выходе из кортикальной зоны и снова сливаются в черешке. Трахеиды метаксилемы сетчатые и точечные окаймленнопоровые, вторичной ксилемы — с щелевидными порами радиальных стенок, лучи двурядные. Первичная кора со склеренхимной зоной типа спарганум и секреторными каналами, выстланными эпителием. Стебли покрыты шипами или железками. Пазушные почки защищены чешуями.

Листья дважды-четырежды перистые, иногда вильчатые, длиной около 30 см, с глубоко расчлененными сфеноптероидными перышками, описаны под названиями Pecopteris, Dicksonites, Medullopteris и др. Листосложение циркинатное. Разделение листьев на стерильные и фертильные более отчетливое, чем у лигиноптериевых и медуллозовых, где фертильны обычно определенные участки листовых органов. Пыльцевые органы на нижней стороне почти неизмененных перышек в виде сидячих, радиально-симметричных синангиев с васкуляризованной центральной колонкой в проксимальной части, дистально полых. Спорангии

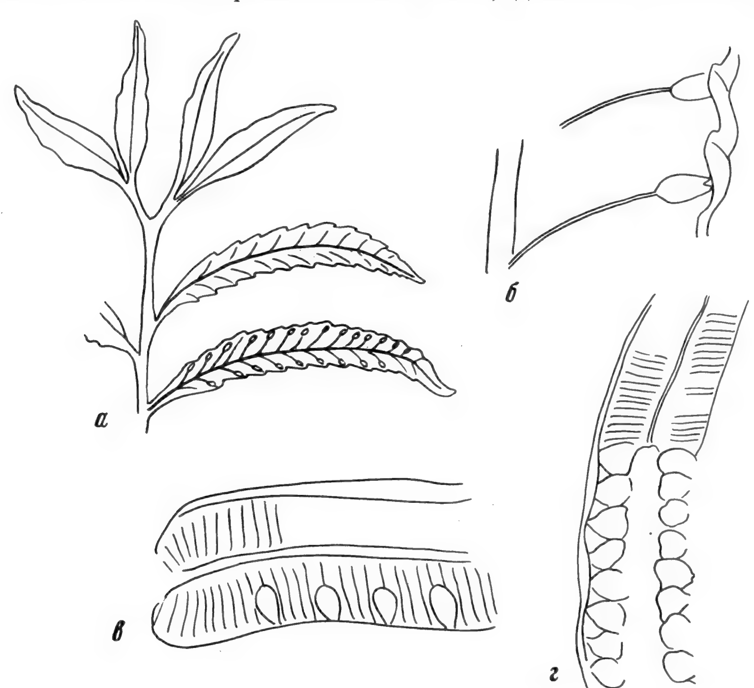


Рис. 12. Гигантоптериды и производные от них формы

а, б — листовидный овулифор типичных катазиатских гигантоптерид; *в* — Padgettia и *г* — Physmatocycas из палеозоя Северной Америки [Li, Yao, 1983; Mamay, 1962; Gillespie, Pfefferkorn, 1986]

с дорсальными проводящими пучками (Idanothekion) или без них (Callandrium). Пыльцевые зерна (Vesicaspora) конифероидные, одномешковые, с сетчатой инфраструктурой двухлопастного мешка и дистальным сулькусом, рассеивались, вероятно, на четырехклеточной стадии развития микрогаметофита. Пыльцевые трубки ветвящиеся, вероятно, гаусториальные.

Семяпочки (Callospermarion, Leptotesta) развивались апикально на осевых овулифорах [Stidd, Hall, 1970] или на нижней стороне перышек в положении спорангиев [Rothwell, 1980], платиспермические, кардиокарпоидные, с двумя симметричными крыловидными выростами интегумента, саркотеста которого содержит секреторные полости. Нуцеллус свободен до основания, пыльцевая камера простого строения, как у современных голосеменных, однако сохраняются рудименты плинта. Проводящий пучок доходит до основания нуцеллуса, отсылая две ветви в эндотесту. Женский гаметофит с двумя архегониями и опикальным "шестом" (tent-pole).

GIGANTOPTERIDALES

Гигантоптериды интересны для нас главным образом как группа, в которой возникли широкие сетчатонервные листья и пластинчатые листовидные овулифоры с краевыми семяпочками. Они доминировали в пермской флоре Юго-Восточной Азии (Катазии) и названы по характерным листьям Gigantopteris с широкой цельной или лопастной пластинкой, перистыми вторичными и сетчатыми более высоких порядков жилками. Вплоть до недавнего времени катазиатские листья этого типа относили к папоротникам, а американские — к птеридоспермам [Asama, 1976], но китайские исследователи обнаружили гигантоптероидные листовидные органы с семяпочками, так что их принадлежность к семенным растениям можно теперь считать доказанной (рис. 12).

Г. Коидзуми и К. Асама разработали подробную классификацию гигантоптероидных листьев [Asama, 1976], образующих, по Асама, эволюционные ряды от Emplectopteris с триждыперистыми листьями и перисто-сетчатым жилкованием треугольных перышек (боковые жилки которых соединены анастомозами) к дваждыперистому листу Gigantonoclea, простоперистому Bicoemplectopteris и простому лопастному Tricoemplectopteris (аналогичная серия ведет через Bicoemplectopteridium к Gigantopteris). Каждый переход соответствует очередному раунду слияния перышек и затем перьев, средние жилки которых превращаются в боковые, а боковые в третичные и четвертичные. На ранних стадиях слияния исходная сегментация еще различима, но на более развитых границы между сегментами едва намечены сутурными линиями или стерты. Американские гигантоптероидные листья, отнесенные Коидзуми к роду Gigantopteridium, отличаются неравно-дихотомическим ветвлением стержня.

Пыльцевые органы представляют собой пластинчатые тениоптероидные спорангиофоры с линейными синангиями вдоль боковых жилок. Они напоминают спороносные листья мараттиевых папоротников и были описаны из Приморья под названием Marattiopsis [Бураго, 1977]. Овулифоры мало отличаются от стерильных листьев. Семяпочки расположены рядами вдоль краев пластинки, ориентированы поперечно рахису микропиле наружу [Li, Yao, 1983].

Такое строение репродуктивных органов гигантоптерид заставляет по-новому взглянуть на так называемых палеозойских саговниковых, описанных из карбона и перми Северной Америки. С. Мамай [Mamay, 1976] постулировал эволюционную серию от пенсильванского рода Spermopteris [Cridland, Morris, 1960] с тениоптероидной пластинкой и субмаргинальными рядами слегка выступающих за ее край семяпочек к пермским Archaeocycas с дистально стерильной, проксимально несколько редуцированной пластинкой и семяпочками, прикрепляющимися вблизи стержня под завернутым краем, Physmatocycas с полностью

редуцированной пластинкой и современной Cycas. Семяпочки Physmatocycas в отличие от мезозойских и современных саговников имеют тонкую кутикулу интегумента и толстую нуцеллуса. У них обнаружена также кутинизированная мегаспоровая мембрана.

В то время как филогенетические взаимоотношения между этими палеозойскими растениями и настоящими саговниковыми не вполне ясны, их связь с гигантоптеридами представляется более вероятной, поскольку исходная форма Spermopteris в принципе не отличается от пластинчатых овулифоров, описанных из Восточной Азии. Целесообразно также сопоставить пермские "саговниковые" с встреченными в тех же отложениях "гигантоптеридами" и "каллиптеридами" типа Tinsleya и Russelites [Mamay, 1966, 1968; Mamay, Watt, 1971]. В частности, у Tinsleya с неправильно-перистой, почти симподиальной сегментацией листа и неравномерно окрыленным рахисом, семяпочки развивались на верхушках перьев в положении, нехарактерном для каллиптерид, но аналогичном субмаргинальной плацентации у спермоптерис и гигантоптерид. Не исключено, что мы имеем дело с естественной группой, сочетающей гигантоптероидные и каллиптероидные признаки.

CYCADIDAE

Термин "цикадофиты" появился в палеоботанической литературе для обозначения всех семенных растений с перистыми листьями [Scott, 1911]. В эту группу попали беннетиты, тогда как ее взаимоотношения с птеридоспермами — семенными растениями, имеющими папоротниковидную листву, — оставались неясными, тем более что листья саговниковых более или менее папоротниковидны. В некоторых классификациях Pteridospermae или Cycadophylices фигурируют под общим названием Cycadophyta. По мере накопления сведений о репродуктивных органах начали вырисовываться контуры естественных группировок (таких, например, как беннетиты, отличающиеся весьма постоянным строением пыльцевых и семенных органов при разнообразии простых и сложноперистых листьев) и традиционное понимание цикадофитов оказалось неприемлемым. Надпорядок Cycadidae в принимаемом здесь объеме включает как макрофилльные, так и микрофилльные растения (в том числе гинкговые), у которых репродуктивные органы отделены от листовых (не являются фертильными частями фолиарных систем, как у птеридоспермов) и по крайней мере частично стробилированы. Глоссоптериды отнесены к этому надпорядку, поскольку связь их репродуктивных органов с фолиарными представляется вторичной. Впрочем, они, как и каллиптериды, образуют связующее звено между Pteridospermidae и Cycadidae.

GLOSSOPTERIDALES

Эта группа заслуживает особого внимания, так как ее нередко считали предковой для цветковых, а также некоторых мезозойских голосеменных. Глоссоптериды доминировали в перми южных континентов и Индии, постепенно угасая в триасе. Чаще всего сохранялись характерные языковидные листья с сетчатым жилкованием, от которых они и получили свое название. Репродуктивные органы были открыты еще в прошлом веке, но как-то оставались в тени до появления работ Э. Пламстед [Plumstead, 1952, 1956], показавшей их разнообразие. Хотя реконструкции Пламстед оказались ошибочными, интерес к глоссоптеридам уже не угасал и сейчас им посвящается больше работ, чем какой-либо другой группе палеозойских растений.

Для реконструкции жизненной формы глоссоптерид решающее значение имеют органы Vertebraria — стержневые корни или корневища, несущие придаточные корни и часто находимые в прижизненном положении [Schopf, 1982]. Они

протостелические, ксилема триархная или полиархная. Вторичная ксилема расчленена мощными паренхимными клиньями против протоксилемных полюсов. В старых корневищах паренхимные клинья окружены сплошным цилиндром вторичной древесины. Предполагается, что они исполняли функции аэренхимы. На продольном срезе паренхимные клинья разбиты на блоки поперечными выступами древесины, связанными с придаточными корнями. Эти блоки, заполненные вмещающей породой, придают вертебрарии характерный членистый облик. Древесина из трахеид с окаймленными порами пикноксильная, с однорядными лучами [Walton, Wilson, 1932; Schopf, 1982]. В том, что вертебрарии — стебли, а не корни, убеждают находки прикрепленных к ним листьев Glossopteris [Pant, 1968]. Ряд исследователей отмечают их сходство со стигмариями лепидофитов и предполагают для глоссоптерид аналогичные местообитания — на илистом грунте или на болоте. Глоссоптериды, несомненно, относились к углеобразующим растениям и, по-видимому, могли расти на приморских болотах как мангры.

Листья находят также прикрепленными к стеблям, не имеющим вертебрариевой структуры. Толщина этих стеблей, как правило, не превышает 1 см, тогда как толщина вертебрарий в редких случаях достигает 30 см. Листья расположены спирально, последовательными мутовками или пучками; последние, по-видимому, на укороченных побегах. Исходя из этого, глоссоптерид считают деревьями [Pant, 1968], хотя среди них могли быть и другие формы роста.

Листья простые, цельные, со средней жилкой из нескольких соединенных или свободных пучков, отгибающихся под острым углом и образующих боковые жилки, с анастомозами нескольких типов (Р. Мелвилл насчитал 15 типов анастомозирования, но главным образом по рисункам в монографиях прошлого века). Анастомозы образуются за счет ветвления или расщепления жилок, ветви или части которых сливаются или только соприкасаются. Встречаются ячейки, заполненные тонкой жилкой. Есть варианты без средней жилки (Gangamopteris, Rubidgea) и(или) без анастомозов (Palaeovittaria, Euryphyllum); Belemnopteris имеет толстые базальные жилки. Тениоптероидный тип листьев Rhabdotaenia с редкими анастомозами и кордаитоподобный Noeggerathiopsis, возможно, принадлежат глоссоптеридам. Род Noeggerathiopsis связан переходными формами с Palaeovittaria [Chandra, 1974] и сходен с нею по эпидермальным признакам [Pant, Verma, 1964]. Не исключено, что некоторые глоссоптериды имели сложные листья Pteronilssonia или Senia, развившиеся, очевидно, путем сегментации простых типа Rhabdotaenia [Pant, Mehra, 1963].

Эпидермальные признаки довольно однообразны, устьичные аппараты перигенные, аномоцитные, с погруженными замыкающими клетками и папиллозными побочными. Трахеиды в проводящих пучках листьев спиральные, реже окаймленнопоровые.

Наиболее характерная особенность глоссоптерид — срастание осей репродуктивных органов с листовидными брактеями, которые почти не отличаются от обычных листьев или несколько мельче. Лишь в одном случае были найдены репродуктивные органы, прикрепленные к стеблю в пазухах листьев [Pant, 1977]. Впрочем, пазушное положение менее благоприятно для сохранения и на самом деле могло быть не столь уж редким, тогда как прикрепление к адаксиальной стороне листа, возможно, производное от пазушного (рис. 13).

Наиболее полно изученные пыльцевые органы типа Eretmonia состоят из вильчато ветвящейся оси, несущей концевые пучки спорангиев, которые вскрывались продольной щелью. Пыльцевые зерна мешковые, стриатные типа Striatites или Protohaploxypinus. Известны также стробилоидные пыльцевые органы типа Kendostrobus [Surange, Chandra, 1975].

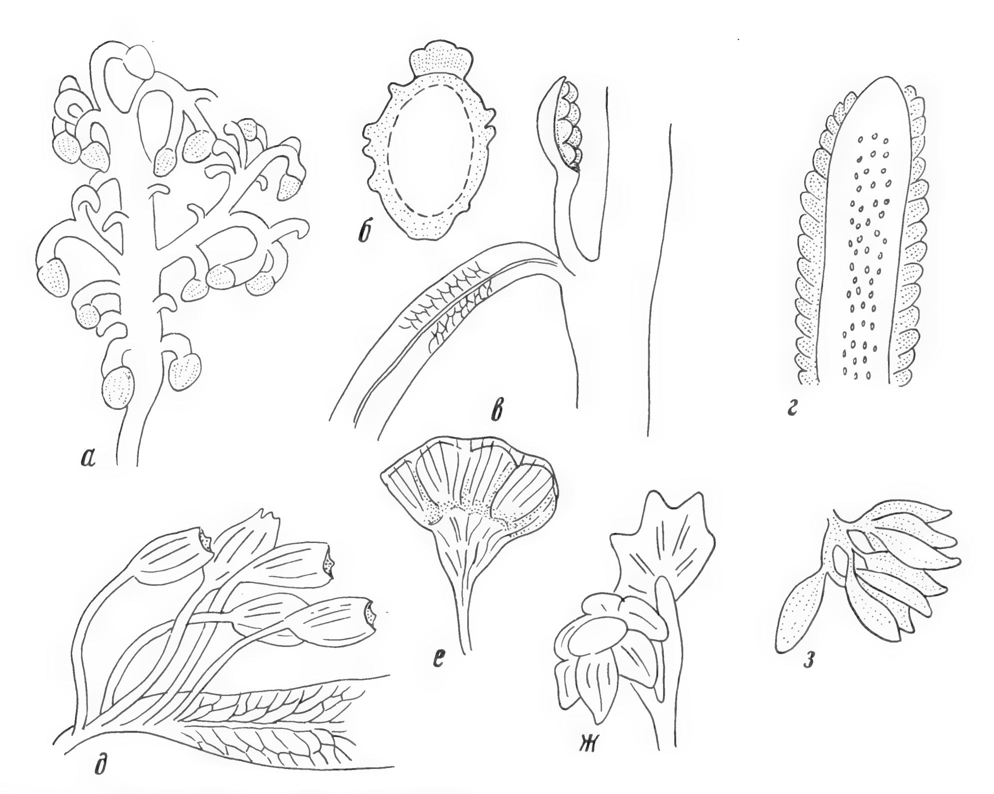


Рис. 13. Репродуктивные органы глоссоптерид

а — Arberia, обильно ветвящийся кауломно-филломный семенной орган; *б* — Stephanostoma, семя; *в* — пазушный овулифор; *г* — Isodictypteridium с рубцами семяпочек на широкой оси; *д* — Denkania, бокаловидные эпифилльные купулы; *е* — Rigbya; *ж* — Mooia; *з* — Eretmonia, спорангии [Pant, 1977; Surange, Chandra, 1975; Rigby, 1978]

Семенные органы довольно разнообразны. Большей частью это односеменные или многосеменные черешковые купулы бокаловидной (Denkania), розетковидной (Rigbya), дисковидной (Ottocaria, Lidgettonia, возможно, Partha) формы, несущие семяпочки на стороне, обращенной к брактее или от нее [Thomas, 1952; Holmes, 1974; Pant, 1977; Rigby, 1978]. Они прикреплялись вдоль средней линии (черешка или средней жилки, если таковые имелись) брактеи по одному, или по нескольку в ряд, или в два ряда.

Несколько иного типа семенные структуры Scutum, Dictyopteridium, Isodictyopteridium, Plumsteadia породили множество противоречивых интерпретаций [Surange, 1974; Rigby, 1978]. Некоторые исследователи описывают их как стробилы и на этом основании отделяют глоссоптерид (исключая купулятные формы) от птеридоспермов [Surange, Chandra, 1975]. Часть этих органов имела определенно дорсивентральное строение, семяпочки прикреплялись к толстому стержню, оставляя на нем рубцы, тогда как крыловидная пластинка могла быть редуцирована. У Senotheca семяпочки располагались двумя рядами по обе стороны стержня цельной или лопастной пластинки [Banerjee, 1969; Rigby, 1978].

Структурно сохранившиеся инволютные овулифоры, образующие сомкнутое вместилище семяпочек [Gould, Delevoryas, 1977], могли произойти от открытых типа Dictyo(Isodictyo)pteridium или, как полагает Дж. Ригби [Rigby, 1978], представляли собой ювенильную стадию их развития.

Также связываемые с глоссоптеридами (хотя и не найденные в соединении с листьями или листовидными брактеями) семенные органы типа Arberia—Do-

lianitia, возможно, представляли собой ветвящиеся пазушные овулифоры с уплощенной, иногда вильчатой осью и апикальными или субапикальными семяпочками на согнутых веточках третьего порядка. Дж. Ригби [Rigby, 1962] считает их исходными для глоссоптерид, давшими начало, в частности, дисковидным купулам типа Ottokaria.

Семяпочки глоссоптерид платиспермические, окрыленные, частью с рудиментарным крылом или зацепками, однопокровные. Нуцеллус свободен до основания, образует широкую пыльцевую камеру. Микропиле в виде трубки (Pterygospermum) или воронковидное (Stephanostoma), с множеством пыльцевых зерен в канале. В ряде случаев обнаружена кутинизированная мегаспоровая мембрана [Pant, Nautiyal, 1960]. Женский гаметофит клеточный, с двумя верхушечными архегониями [Schopf, 1976]. Недавно описаны проростки с двумя относительно крупными, дихотомически расчлененными семядолями и открытым жилкованием. Два первых листа выглядят как миниатюрные Glossopteris [Pant, Nautiyal, 1987].

VOJNOVSKYALES

Войновскиевые выделены М.Ф. Нейбург [1955, 1963] в качестве семейства Vojnovskyaceae с типовым родом Vojnovskya из нижней перми Печорского бассейна, описанным по ветвящемуся побегу, несущему листья и репродуктивные органы. Листья или брактеи Nephropsis с ромбовидной пластинкой, нечетко обособленным черешком и вееровидным открытым жилкованием прикреплялись спирально, оставляя подковообразные рубцы с несколькими рубчиками листовых следов. Репродуктивные органы интерпретированы как пазушные, но, судя по изображению, могли располагаться по той же спирали, что и листья. Они представляют собой укороченные побеги, утолщенные кверху и покрытые чешуевидными листьями. Широкая, слегка вогнутая апикальная зона окружена более крупными брактеями (первоначально описанными как микроспорофиллы) и содержит сидячие ортотропные семяпочки с двухлопастной верхушкой. В это семейство М.Ф. Нейбург [1963] включила также репродуктивные органы Gaussia — розетковидные собрания линейных пластинчатых органов, предположительно микроспорофиллов. Впоследствии они были переописаны автором [Krassilov, Burago, 1981] как головчатые собрания овулифоров и стерильных брактей. У основания пластинчатых овулифоров были обнаружены плохо сохранившиеся семяпочки. С.В. Мейен [Meyen, 1984] высказал предположение, что эти семяпочки недоразвиты и могли находиться между овулифорами с (опавшими) апикальными или субапикальными семяпочками. Опубликованные им материалы по близкому роду Krylovia дают косвенное указание на возможность апикального развития семяпочек Gaussia, которая для части видов кажется вполне вероятной. Однако в тесной ассоциации с Gaussia найдены опавшие семена по крайней мере двух типов — Samaropsis с двусторонним окрылением и двухлопастной верхушкой и Sylvella с односторонним крыловидным выростом на микропиле [Сухов, 1969]. Последний соответствует нашей реконструкции семяпочек гауссии как имеющих столбиковидный микропилярный вырост (рис. 14).

С.В. Мейен не согласен также с интерпретацией розетковидных органов как головчатых собраний, называя их зонтиками. Однако, поскольку овулифоры и брактеи располагались на значительно утолщенной верхушке рецептакула, они, по общепринятой классификации соцветий, относятся к категории головок, а не зонтиков. Кроме того, на реконструкции, выполненной Мейеном [Meyen, 1984, рис. 24 К, М], не показаны стерильные брактеи. Этот исследователь относит Gaussia и сближаемые с ней по семенным органам роды Krylovia, Bardocarpus и др. к семейству Rufloriaceae, названному по листьям Rufloria — кордаитового облика, с параллельными жилками и

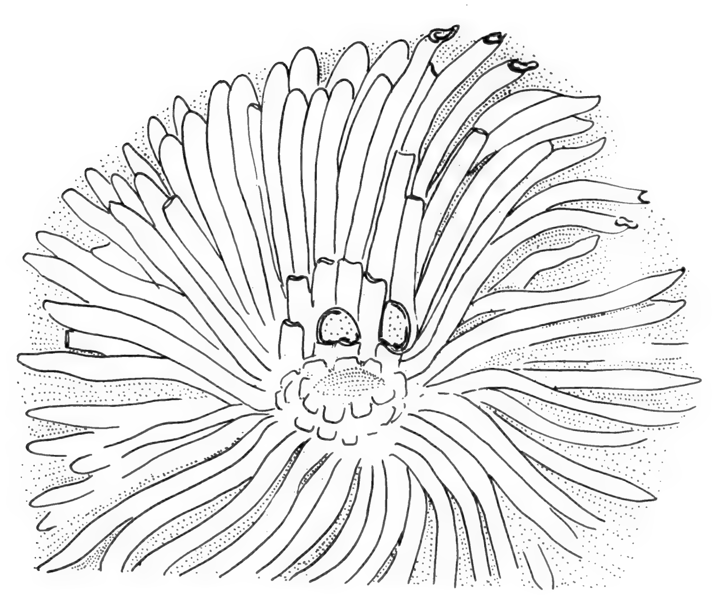


Рис. 14. Семенной орган войновскиевых Gaussia, показаны две семяпочки, сохранившиеся в основании лучей [Krassilov, Burago, 1981]

характерными устьичными желобками. Пыльцевыми органами этих растений он считает Cladostrobus с щитковидными спорангиофорами, несущими пучки спорангиев, и Pechorostrobus с единичными спорангиями на короткой ножке. Те и другие, по-видимому, продуцировали одного типа протомоносаккоидную пыльцу [Мейен, 1982; Meyen, 1984]. Оба семейства — Vojnovskyaceae и Rufloriaceae — включены им в порядок кордаитовых (точнее, кордаитантовых, Cordaitanthales). Однако кордаитовые, как известно, имели сложные стробилы из собранных на одной оси семенных или пыльцевых стробилов в пазухах брактей. Ничего подобного не наблюдается у войновскиевых. Даже если описанные М.Ф. Нейбург укороченные репродуктивные побеги, прикрепленные к длинной ветви, развивались в пазухах филломов Nephropsis (что маловероятно), сопоставление со сложным стробилом выглядит весьма натянутым. Также совершенно несвойственны кордаитам головчатые собрания овулифоров и брактей на утолщенной верхушке укороченного побега. Листья Cordaites и Rufloria действительно сходны, но этот листовой морфотип встречается и в других группах семенных растений. Судя по повторяющемуся совместному нахождению, Gaussia могла быть связана также с листьями Zamiopteris, имеющими косо расходящиеся жилки. На овулифорах изученного нами вида не обнаружено характерных для руфлории устьичных желобков [Krassilov, Burago, 1981]. Zamiopteris не имеет аналогов среди листьев настоящих кордаитовых.

Таким образом, нет серьезных оснований для объединения кордаитовых и войновскиевых в один порядок. Гипотеза Ф. Маэкава о происхождении цветковых от войновскиевых [Maekawa, 1962] основана на первоначальной интерпретации их репродуктивных органов как моноклинных, впоследствии не оправдавшейся. Тем не менее войновскиевые были, по-видимому, первыми из семенных растений с характерным для цветковых радиальным расположением овулифоров и брактей на расширенном апексе дистально утолщенного фертильного побега.

PELTASPERMALES

Время существования пельтаспермовых — с позднего карбона по ранний мел, не менее 200 млн лет, наибольшее разнообразие приходится на пермь и триас, когда они выступают в качестве доминирующей группы. Судя по фрагментам стеблей толщиной до 5 см, найденных вместе с характерными листьями Lepidopteris и Pachypteris, эти растения могли быть небольшими деревьями или кустарниками [Harris, 1964, с. 131]. Стебли Pachypteris с относительно тонким цилиндром вторичной древесины покрыты дисковидными выростами (так называемыми беретами) — скорее всего, солевыми железками. Остатки этого растения образуют угольные пласты в прибрежных отложениях, что в сочетании с ксероморфностью листьев (узкие кожистые перышки, толстая папиллозная кутикула) может указывать на мангровые местообитания. Наиболее распространенный тип листьев "Callipteris", давший название "каллиптериевой" пермской флоре Европы, сейчас переименован по номенклатурным соображениям [Kerp, 1986] и подразделен на два рода — Autunia и Rachiphyllum, характеризующиеся дважды-четырежды перистым строением, развитием промежуточных перышек на рахисе, частичным слиянием перышек. У первого рода перышки алетоптероидные, верхушечное членение листа симподиальное ("перевершинивание" первичной верхушки боковым пером), рахисы иногда вильчатые; у второго — перышки лопастные, строение верхушки моноподиальное. Черешковидная часть листа булавовидно утолщена, анатомически сходна с Myeloxylon, черешками медуллозовых [Seward, 1917, с. 109]. Известны также простоперистые листья этого типа (Compsopteris). В то же время принадлежность пельтаспермовым простых листьев с косо расходящимися или субпараллельными жилками типа Tatarina и Phylladoderma [Meyen, 1984] пока проблематична [Kerp, 1986].

В триасе на первый план выдвигается сходный с Autunia листовой род Lepidopteris, тоже давший название целой флоре, в юре — уже упоминавшийся Pachypteris с невильчатым рахисом дваждыперистых и простоперистых листьев. Булавовидные основания черешков этих листьев свидетельствуют о листопадности. Особенность, которая наиболее отчетливо выражена у Scytophyllum, заключается в таком слиянии перышек, при котором их жилкование сохраняет первоначальный вид: средние жилки исходных перышек образуют вторичные жилки объединенной пластинки, а их ответвления — третичные и, кроме того, границе слившихся перышек соответствует сутурная жилка [Linnell, 1933; Добрускина, 1969]. К. Асама назвал такие листья когерентными [Asama, 1962]. Они в еще большей степени характерны для гигантоптерид, поэтому пермотриасовые растения с таким строением листа в прошлом относили к этой группе. Более детальное изучение жилкования показало, однако, что значительная часть их скорее принадлежит пельтаспермовым (рис. 15). Среди палеозойских растений это Comia, Protoblechnum, Desmopteris и некоторые другие роды по листьям. Если сливаются не только перышки, но и перья первого порядка, то лист из сложного превращается в простой. У пельтаспермов бикогерентные листья имеют лопастные и подчас довольно причудливые очертания [Linnell, 1933, рис. 7], сегментация выглядит как неравнодихотомическая или симподиальная. Такие формы листовых пластинок образуют морфологические переходы к Scoresbya и Furcula [Harris, 1932] — родам, часто фигурирующим в связи с проблемой происхождения покрытосеменных. Furcula, как и другой производный от пельтаспермовых раннемезозойский род Hyrcanopteris [Криштофович, Принада, 1933], имеет сетчатое жилкование, тогда как у Scytophyllum жилки когерентных перышек близко подходят друг к другу, но не соединяются. Однако нетрудно представить себе формирование на этой основе разнопорядковой сетчатости, в первую очередь в области сутурной жилки. Отмечу, что мезозойская Furcula практически не отличается от



Рис. 15. Листья пельтаспермов

а, б — Furcula; *в—е* — Scytophyllum; *ж* — жилкование когерентных перышек [Harris, 1932; Lynell, 1933; Добрускина, 1969]

Gigantopteridium из палеозоя Северной Америки (см. гигантоптериды). Следует отметить также, что симподиально сегментированные Scytophyllum напоминают Scoresbya — род, который обычно сближают с кейтониевыми. Нижнемеловые каллиптероидные листья Cladophlebidium, возможно, связаны с семенными органами Protocycadales (см. Cycadales).

В отношении распределения устьиц листья пельтаспермовых чаще амфистомные. Даже если устьица в основном абаксиальные, какое-то их количество обнаруживается и на верхнем эпидермисе. Устьичные аппараты моно- или неполноамфициклические, клетки радиальные, образуют толстое кутиновое кольцо вокруг устьичной ямки. Сходные устьица встречаются у некоторых гинкговых, чекановскиевых и хвойных. Известны частично фертильные листья типа "Callipteris" (Callipterianthus), перышки которых несут пучки слегка сросшихся основаниями спорангиев [Roselt, 1962]. Из опавших спорангиальных пучков этого типа извлечена мешковая пыльца Vesicaspora (такая же у каллистофитов; см. выше). Спорангиофоры Antevsia, связываемые с Lepidopteris, описаны Т. Гаррисом [Harris, 1932] как органы перистого строения, с боковыми ветвями, в свою очередь вильчато ветвящимися в разных плоскостях. Конечные веточки образуют удлиненный связник, на котором висячие спорангии располагаются в один или два ряда. Спорангии крупные, свободные, вскрываются продольной щелью. Пыльца однобороздная, безмешковая. Недавно описанный род Townrowia [Retallack, 1983] имеет более мясистые листовидные связники, двумешковую пыльцу и по этим признакам занимает промежуточное положение между Antevsia и юрской Pteroma (пыльцевой орган Pachypteris), у которой спорангии срастались между собой и с мясистым связником в крупный овальный пыльник [Harris, 1964]. Эти структуры сходны с Crossotheca и другими спорангиофорами лигиноптерид, но содержат в отличие от них настоящую пыльцу.

Семенные органы Autunia представляют собой рыхлые стробилы со спиральными пластинчатыми овулифорами щитковидной формы (рис. 16). Адаксиальная

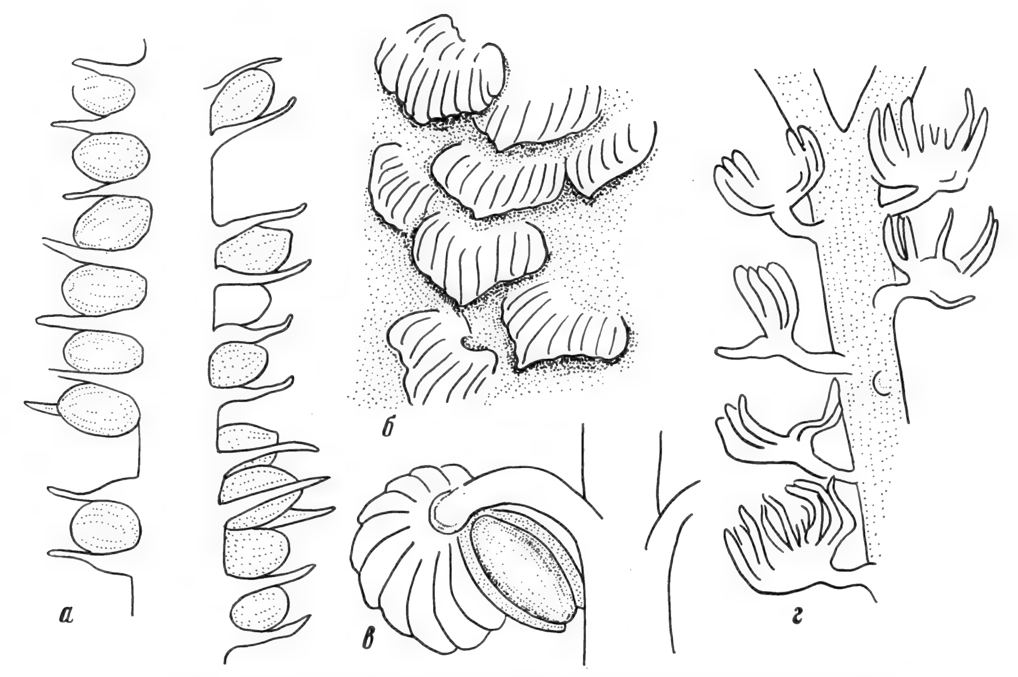


Рис. 16. Репродуктивные органы представителей каллиптериевой флоры
а — Sobernhemia; *б, в* — Autunia; *г* — Schuetzia [Kerp, 1982, 1986]

поверхность щитка ребристая, на абаксиальной вблизи черешка располагались две платиспермические семяпочки с двухлопастным микропиле. Другого типа овулифоры Sobernheimia [Kerp, 1983] с двурядными крупными отротропными семяпочками, между которыми заметны филломные выросты, могут указывать на связь пельтаспермов с протоцикадовыми (см. ниже).

Триасовые семенные органы Peltaspermum, давшие название группе, имеют сходное строение, но у них щитки обращенные, округлые, с загнутым лопастным краем, черешок прикрепляется в центре или несколько эксцентрично. Вокруг черешка располагалось до двадцати семяпочек, их длинные микропилярные трубки обращены к оси и отогнуты наружу. Интегумент распадался двумя створками — свидетельство билатеральной симметрии. Нуцеллус свободен до основания, кутинизирован, мегаспоровая мембрана толстая.

CORYSTOSPERMALES

Користоспермовые занимают одну из ключевых позиций в филогении мезозойских семенных растений, будучи связаны, с одной стороны, с глоссоптеридовыми, с другой — с нильссониевыми и гинкговыми, как их предковая или относительно плезиоморфная сестринская группа. В триасе они были господствующими растениями южных континентов и Индии. Известны также их находки в СССР, но они пока недостаточно изучены.

С. Архангельский показал принадлежность користоспермовым стеблей типа Rhexoxylon со стелярной организацией медуллозового типа [Archangelsky, 1968b], достигавших значительных размеров. По мнению Х. Андерсон, користоспермовые были представлены широким спектром жизненных форм. Листья могли расти пучками на укороченных побегах. Для них характерно вильчатое ветвление рахиса на расстоянии одной трети длины от основания. Пластинка от простой двухлопастной до триждыперистой, перышки от узких линейных с одной жилкой



Рис. 17. Користоспермовые, обнаруживающие сходство с древними гинкговыми

а—д — варианты листовых пластинок Dicroidium; *е* — семенной орган Umkomasia в сопоставлении с *ж* — Karkenia [Anderson, Anderson, 1983]

до лопастных сфеноптероидных, цельных языковидных и субтреугольных с тениоптероидным и одонтоптероидным жилкованием (базальные жилки отходят от рахиса или средняя жилка вообще не выражена), без анастомозов.

Аберрантные формы имеют неветвящийся или ветвящийся симподиально рахис, а также диморфные перышки — треугольные ниже развилки и на одной из ветвей рахиса, линейные на другой [Anderson J.M., Anderson H.M., 1983].

По распределению устьиц листья гипостомные или амфистомные, устьичные аппараты чаще амфициклические, побочные клетки расположены беспорядочно, изредка циклически, край устьичной ямки папиллозный или с кольцевым утолщением. Толщина кутикулы, развитие папилл и волосков варьируют в широких пределах. Користоспермовым, возможно, принадлежат простые языковидные листья Linguifolium, сходные по форме и жилкованию (открытому в данном случае) с глоссоптеридами (Сьюорд относил их к Glossopteris) и кейтониевыми. Изредка наблюдаемая дихотомия средней жилки позволяет сопоставить их с некоторыми формами Dicroidium. Пыльцевые органы перистого облика, боковые ответвления нередко вильчатые, оканчиваются округлой или продолговатой пластинкой, несущей на нижней стороне многочисленные свободные спорангии, расположенные в зависимости от формы пластинки рядами или радиальными пучками (пыльцевые органы типа Pteroma, Pramelreuthia, Harrisiothecium, похожие на Pteruchus, но имеющие сросшиеся или погруженные спорангии, я вслед за Г. Реталляком отношу к пельтаспермовым; см. выше). Они занимают центральную часть пластинки, оставляя свободной более или

менее широкую краевую зону. На пластинке развиты устьица, судя по изображению в работе Дж. Таунроу [Townrow, 1965, рис. 6F], аномоцитные, с папиллами по краю устьичной ямки, хотя Г. Реталляк характеризует их как псевдосиндетохейльные без папилл [Retallack, 1982, с. 173]. Спорангии вскрывались продольной щелью. Пыльцевые зерна двумешковые, с дистальным сулькусом [Taylor et al., 1984].

Существуют некоторые разногласия в интерпретации этих органов. В то время как Дж. Таунроу настаивает на их листовой природе, отмечая окаймленность рахиса и дорсивентральность в строении кутикулы, впрочем, не очень заметную на его рисунках [Townrow, 1965, figs. 6D, E], Г. Томас указывает на спиральное расположение боковых спорангиофоров [Thomas, 1955]. Можно предположить, что здесь, как и у более древних голосеменных, морфологическая граница между спирально ветвящимся побегом и производным от него сложным дорсивентральным листом была не слишком жесткой и что листовидность пыльцевого органа могла быть выражена в различной степени.

Эти соображения касаются и семенных органов, которые описаны их первооткрывателем Г. Томасом как соцветия с чешуйками в узлах, тогда как другие исследователи подчеркивали их листовидность. Umkomasia — рыхлые стробилоидные органы (рис. 17) с боковыми ветвями в пазухах брактей, несущими парные односеменные купулы с цельным или лопастным краем [Holmes, 1987]. Семяпочки по мере созревания выступают из купулы, платиспермические, с длинной согнутой раздвоенной микропилярной трубкой, толстой кутикулой интегумента и тонкой верхушкой нуцеллуса, образующей пыльцевую камеру. Мегаспоровая мембрана не обнаружена. Своеобразные семенные органы Dordrechites имеют низкие купулы с длинными шипами, причем семена тоже шиповатые [Playford et al., 1982].

С користоспермовыми, возможно, связана раннемеловая Ktalenia [Taylor, Archangelsky, 1985] — стробил с линейными брактеями и обращенными одно-двусеменными купулами, сходными как с Umkomasia, так и с Caytonia (переходная форма между користоспермовыми и кейтониевыми?).

PENTOXYLALES

Пентоксилеевые интересны для нас в связи с предположением о их родстве с однодольными [Meeuse, 1964]. Честь открытия этой группы юрских—раннемеловых голосеменных принадлежит индийским палеоботаникам Б. Шриваставе и Б. Сани. Впоследствии сведения о них пополнили Вишну-Миттре [Vishnu-Mittre, 1953] и А. Рао [см. обзор: Rao, 1974]. Материал из верхней юры — нижнего мела Новой Зеландии, изученный Т.М. Гаррисом [Harris, 1962, 1983], подтвердил предполагаемую связь между органами.

Жизненная форма пентоксилеевых, по Гаррису, — тонкоствольные листопадные кустарники, образующие густые прирусловые заросли наподобие ивняка. Побеги у них диморфные — длинные с редкими и короткие с густыми ромбическими листовыми рубцами. Они могут быть почти одинаковы по толщине, но в длинных больше вторичной древесины. Стебли с пятью (реже тремя—девятью) расположенными кольцами, уплощенными осевыми пучками из спиральных, кольчатых и лестничных трахеид. Вторичная ксилема развита центрипетально, пикносильная, из точечных трахеид с одно-многорядными гексагональными окаймленными порами, лучи в основном однорядные. Описаны также тонкие кортикальные пучки и перидерма. Листовые следы, каждый из которых связан с одним осевым пучком, ветвятся в коре. В основание листа входит пять-шесть и более пучков. Стебли Nipanioxylon (может быть, разновидность Pentoxylon) отличаются более симметричным развитием вторичной древесины.

Листья Nipaniophyllum простые тениоптероидные, со средней жилкой из

пяти—девяти сближенных диплоксильных пучков и простых или вильчатых, нередко петлевидно соединяющихся боковых жилок, которые могут оканчиваться гидатодой. Некоторые листовые формы обильно опушены. Устьица в основном абаксиальные, погруженные, в одних случаях с четырьмя побочными клетками, две из которых, предположительно мезогенные, параллельны замыкающим, в других — с шестью-семью радиальными побочными клетками, может быть образовавшимися из исходных четырех в результате дополнительных делений. Эти устьичные аппараты обычно сопоставляют с синдетохейльными беннетитовых, хотя кориcтоспермовые кажутся мне стоматографически гораздо более близкой группой (у них наблюдается аналогичное сочетание тетрацитных и циклоцитных аппаратов). Листья считают ксероморфными, но, как справедливо отметил Гаррис, крайне слабое развитие гиподермальной ткани противоречит такой характеристике. Перистые листья Morrisia с тениоптероидными перышками, найденные вместе с Carnoconites laxum, также, возможно, принадлежат пентоксилеевым [Bose, 1959].

Пыльцевые и семенные органы развивались на различных укороченных побегах в окружении листьев и брактей. Спорангиофоры Sahnia тонкие, длиной до 15 мм, простые или ветвящиеся, с одним—четырьмя несросшимися спорангиями в дистальной части. На реконструкции Вишну-Миттре [Vishnu-Mittre, 1953] спорангиофоры ("микроспорофиллы") располагались радиально на верхушке укороченного побега и срастались основаниями. Однако недавние австралийские находки показывают, что они отходили спирально по всей длине побега [Drinnan, Chambers, 1986].

Семенные органы Carnoconites стробилоидные, компактные, с пятигранной осью, снабжаемой тремя следами, которые, разветвляясь, дают пять коллатеральных пучков с центрифугальной ксилемой. Трахеиды с лестничными утолщениями и одно-двурядными окаймленными порами. Семяпочки расположены спирально пятью парастихами, сидячие, ортотропные, соприкасающиеся. У индийского вида C. compactum мясистые саркотесты семян сливались в сплошную массу, обраставшую микропиле, так что вся шишка превращалась в сочный плод. У новозеландского C. cranwellii отмечается только смыкание уплощенных апофизов семян, шишка, по-видимому, распадалась. Семяпочки снабжались одним проводящим пучком. Их покров подразделен на мясистую саркотесту с секреторными вместилищами и склеротесту, образующую микропиле. Поскольку между этими слоями имеется кутикула, то они, очевидно, образовались из двух покровов — собственно интегумента и купулы [Harris, 1962]. Склеротеста двукилевая, двусторонне-симметричная, распадающаяся при созревании двумя створками. Нуцеллус свободен до основания, кутинизирован, с заостренным клювиком. Мегаспоровая мембрана не кутинизирована.

С Carnoconites сходны тоже описанные из нижнемеловых отложений Индии шишки Rajmahalia, главная особенность которых — толстая коническая четырехгранная ось, которая в основании сильно расширена и, вероятно, окрылена [Bose, 1966]. Я сопоставлял раджмахалию со стробилоидными эпифилльными семенными органами глоссоптерид [Красилов, 1975] и сейчас могу лишь добавить, что крыловидное основание шишки — это, скорее всего, редуцированная брактея. Поскольку для пентоксилеевых характерна пентамерия, а Rajmahalia явно тетрамерна, то, может быть, между ними и нет близкого родства.

NILSSONIALES

Эту группу часто, но без достаточных оснований включают в порядок Cycadales. Одно из очевидных отличий касается жизненной формы. В то время как саговниковые все без исключения имеют пахикаульную форму, нильссониевые, скорее всего, были лептокаульными ветвящимися деревьями

или кустарниками. Это подтверждается развитием у них двух типов побегов — длинных и укороченных с пучками листьев [Красилов, 1972б]. Отмечу, что пучки листьев Nilssonia были изображены еще А. Шенком [Schenk, 1867, табл. 32, фиг. 1] и затем подобные находки повторялись неоднократно [Kimura, Sekido, 1975].

Наиболее распространенные в юрских и меловых отложениях (вплоть до конца мелового периода) листья Nilssonia — черешковые, с цельной или сегментированной пластинкой и абаксиально выступающей средней жилкой. Степень расчленения пластинок колеблется в широких пределах, и они описываются в одних случаях как лопастные, в других как перистосложные (среднюю жилку соответственно называют стержнем или рахисом). Однако сегменты ни в одном случае не отделялись от стержня, и все эти листья, вероятно, следует считать простыми. Боковые жилки частые, обычно неветвящиеся, без анастомозов. Устьица абаксиальные, гаплохейльные, аномоцитные, побочные клетки с папиллами по краям устьичной ямки, волоски простые. У более специализированных форм края пластинки инволютные, они могут быть также зубчатыми. Основание черешка утолщено, с отчетливой линией отрыва. Совершенно ясно, что эти черешки не оставались на стебле. Известно, что листосложение было цирцинатным — признак, встречающийся у саговниковых в виде исключения.

К нильссониевым относят еще несколько листовых морфотипов, в частности Pseudoctenis, который близок Nilssonia, но отличается тем, что средняя жилка (стержень) у него выступает с двух сторон (пластинка неточно описывается как прикрепленная к бокам стержня), и Ctenis — той же формы, но с анастомозами. Строение устьиц у них однотипно, в основных чертах как у нильссонии, но устьичная ямка обычно окружена кольцевым валиком (кольцом Флорина), а не отдельными папиллами.

Азиатская мезозойская группа Heilungia примыкает к Pseudoctenis, но отличается вхождением в сегмент двух жилок, идущих вдоль края и ветвящихся симподиально, как у гинкго. Для саговниковых подобное жилкование не характерно.

Исходя из повторяющегося совместного нахождения и сходства эпидермальных признаков, с листьями Nilssonia связывают пыльцевые стробилы Androstrobus и семенные Beania. Некоторые виды Androstrobus могли принадлежать растениям с листьями Pseudoctenis и Ctenis [Harris, 1964], тогда как семена, сопутствующие Heilungia, аналогичны Beania.

Пыльцевые шишки массивные, компактные, с клиновидными чешуями, чьи щитковидные апофизы черепитчато перекрываются. Спорангии в проксимальной части расположены беспорядочно, у одного вида (Androstrobus prisma) сорусоподобными группами, вскрываются продольной щелью (на стороне, обращенной к центру соруса). Пыльцевые зерна моносулькатные, инфраструктура, вероятно, альвеолярная, в одном случае, может быть, зернистая [Harris, 1964, с. 161].

Сходство с пыльцевыми шишками саговниковых очевидно, но у нильссониевых они мельче, бесчерешковые и, по мнению Т. Гарриса, свисающие, а не прямостоячие.

Рыхлые свисающие стробилы Beania описаны Гаррисом на разных стадиях развития, причем даже самые молодые не выглядят как компактная шишка (в отличие от саговниковых). Боковые овулифоры состоят из ножки и дистального обращенного щитка с завернутым краем (купулы), несущего две семяпочки. Они больше похожи на овулифоры пельтаспермов и користоспермов, чем саговниковых, у которых дистальная щитковидная часть стерильна.

Семяпочки крупные, до 16×13 мм, вероятно, платиспермические, поскольку после созревания они часто распадаются по главной плоскости симметрии.

Характер васкуляризации не установлен. Интегумент без устьиц, дифференцирован на саркотесту и склеротесту, содержит секреторные полости. Нуцеллус свободен в верхней трети, образует пыльцевую камеру с клювиком. Мегаспоровая мембрана кутинизирована. По этим признакам едва ли можно говорить о более чем общем сходстве с саговниковыми, для семяпочек которых характерна двойная васкуляризация, устьица на интегументе и нуцеллусе, продолжение нуцеллярной кутикулы вплоть до основания. У нильссониевых строение семяпочек проще и смоляные тельца в интегументе придают им большее сходство с гинкговыми.

CYCADALES

Цикадовые, или саговниковые (последнее название предпочтительнее, так как в русской литературе Cycas называется саговником), объединяют десять современных родов с толстым надземным или подземным стеблем, кораллоидной массой апогеотропных корней над почвой и кроной из перистых листьев. Роды Bowenia и Stangeria, а также отдельные виды Encephalartos, Macrozamia, Zamia имеют подземные клубневидные стебли. Надземный стебель покрыт арматурой из оснований опавших листьев. Растение обычно производит пучок листьев ежегодно или через год, поочередно с шишками, лишь у Stangeria листья отрастают по одному в течение всего года. Виды, обитающие в каменистых саваннах, сбрасывают листья в сухое время года, когда созревают шишки [Hall, Jenik, 1967].

Пазушные почки, по-видимому, не образуются, ветвление происходит в результате активности раневых меристем, адвентивных почек при основании листьев или — в подземной части — в форме клубней. Короткие черешки стробилов Bowenia иногда рассматривают как боковые фертильные ветви.

Утолщение корня проростка происходит за счет диффузных клеточных делений. Диффузный рост наблюдается и в сердцевине стебля, образующейся за счет активности апикальной меристемы. Латеральная меристема дифференцируется между проводящим цилиндром и корой выше узла семядолей и развивается акропетально, достигая (или у взрослых растений не достигая на несколько миллиметров) апикальной меристемы. Ее активность утолщает кору и поднимает листовые примордии над верхушкой стебля, которая оказывается в углублении. Массивный (пахикаульный) стебель в основном состоит из первичных тканей, вторичное утолщение за счет васкулярного камбия имеет ограниченное значение. Листовые следы обвивают стебель, поворачиваясь примерно на 140° [Stevenson, 1980b].

Листья саговников крупные, простоперистые, у Bowenia дваждыперистые, с верхушечным перышком, подчеркивающим их папоротниковидный облик. Более того, молодые листья бовении свернуты улитковидно, тогда как у Cycas, Dion и других родов они прямые (ранее ошибочно описывались как свернутые) или согнутые (Stangeria), с прилистниками, которые есть и на катафиллах, у Stangeria с прилистником в виде вертикального выроста. Как катафиллы, так и молодые листья обильно опушены, волоски двуклеточные, частью ветвящиеся [Pant, Nautiyal, 1963]. Листья у девяти родов простоперистые, сложены кондупликатно (Cycas, Bowenia, Stangeria) или плоские, перья улитковидно свернуты или расправлены [Stevenson, 1981].

Д. Стивенсон считает особенности листосложения и строения листа бовении в сочетании с ее короткочерешковыми шишками достаточными для выделения семейства Boweniaceae [Stevenson, 1981], тогда как разграничение семейств Cycadaceae и Zamiaceae производят по строению семенных органов, которое описано ниже.

Перышки очень разнообразной формы, линейные, ланцетовидные, языковидные, ромбовидные, веерные (Zamia pygmea), по краю ровные или зубчатые,

с одной или многими субпараллельными или расходящимися вильчатыми жилками. В ряде случаев отмечено анастомозирование жилок, у Stangeria образующих серию петель вдоль края.

Эпидермальное строение перышек примечательно тем, что у них наблюдаются чередующиеся полосы разноориентированных клеток, причем этот признак выражен и у ископаемого вида Cycas cretacea [Красилов, 1979]. Стенки клеток прямые или извилистые. По развитию устьиц листья гипостомные или амфистомные, устьица расположены группами, рядами или полосами, гаплохейльные, с почти непогруженными (Stangeria paradoxa) или глубоко погруженными и почти полностью перекрытыми замыкающими клетками. Особенность некоторых современных видов Cycas, обнаруженная также у мелового вида [Красилов, 1979], заключается в образовании над замыкающими и побочными клетками конуса из радиально расположенных венечных клеток. Д. Пант и Д. Наутияль отмечают своеобразные боковые выросты замыкающих клеток, на которых иногда заметна радиальная штриховка, как у хвоща [Pant, Nautrya, 1963].

Репродуктивные органы диклинные, изредка проявляется тенденция к моноклинии: чешуи со спорангиями в семенных шишках Zamia floridana [Smith, 1907]. Пыльцевые стробилы терминальные, компактные, спорангиофоры чешуевидные, плоские или в сечении угловатые, короткочерешковые или сидячие, мясистые, опушенные, с отогнутой, иногда раздвоенной стерильной верхушкой и абаксиальными спорангиями, которых может быть от 24 до 700. Спорангии занимают всю нижнюю поверхность или располагаются по обе стороны срединного желобка. Они собраны в сорусы по два—пять на общей плаценте. У Zamia и Ceratozamia отмечено срастание спорангиев в сорусе до половины длины. Они образуют "полусинангии" [Smith, 1907]. Стенка спорангия четырех-семислойная, клетки на верхушке и вдоль продольной линии вскрытия толстостенные.

Описаны устьица на спорангиях — редкая особенность, которая, кроме саговниковых, отмечена только для некоторых птеридоспермов (Antevsia). Уникальны также склереиды в стенках спорангиев, обнаруженные у Macrozamia, Microcycas и Zamia [Pant, Nautiyal, 1963]. Число пыльцевых зерен в спорангии до 26000 [Smith, 1907]. Они похожи на пыльцу гинкго и также имеют альвеолярную инфраструктуру. В опылении, по-видимому, принимают участие насекомые [Norstog, 1982].

Семенные стробилы очень крупные, закладываются на верхушке стебля, но затем смещаются в пазушное положение. В других случаях первая шишка апикальная, а последующие развиваются из латеральной меристемы, как у Dioon. Исключение составляет Cycas. У этого рода семенные органы верхушечные и только в раннем развитии образуют подобие шишки, а зрелые расположены рыхло и свисают. Верхушечный рост продолжается после созревания семян и опадения овулифоров аналогично аномальным прорастающим шишкам хвойных и укороченным побегам гинкго, на верхушке которых закладываются овулифоры и обычные листья. Примечательно и сходство самих овулифоров — у саговника уплощенных, несущих от двух до восьми семяпочек, расположенных двурядно, в дистальной части стерильных, перистых, похожих на листья, но бесхлорофилльных, у гинкго слегка уплощенных, изредка листоподобных.

Природа "мегаспорофилла" саговника издавна привлекала внимание морфологов, особенно склонных видеть в нем прототип открытого плодолистика. В то время как одни исследователи считают этот семенной орган примитивным, унаследованным от птеридоспермовых предков, другие рассматривают листоподобность как вторичный феномен. Так, А. Мёзе в одной из работ [Meeuse, 1963] предположил химерическое происхождение "мегаспорофилла" путём конгенитального слияния семенного побега (гиноклада) с поддержи-

вающей брактеей (стегофиллом), что объяснило бы сочетание пластинчатой формы с двурядным расположением семяпочек и отсутствием хлорофилла. Из этого предположения вытекает гомология овулифора саговника со сложной чешуей семенных шишек хвойных, также представляющих собой двойной орган. Однако "мегаспорофилл" саговника связан морфологическими переходами с более типичной для Cycadales шишечной чешуей, несущей две обращенные, после опыления свисающие семяпочки по обе стороны черешка и ни в одном случае не обнаруживающей расщепления стерильной и фертильной частей, которого можно было бы ожидать (по аналогии с хвойными) в случае двойной природы этого органа. Верхушка чешуи у Dioon edule листовидная, почти как у Cycas circinalis; у Ceratozamia mexicana — двухлопастная, с оттянутыми выростами; у других видов — цельная или с е́два намеченной лопастностью [Chamberlain, 1966]. Этому морфологическому ряду не слеудет придавать филогенетического значения, так как по другим признакам получаются ряды с иной последовательностью родов. К тому же ряд по овулифорам может быть направлен как от Cycas, так и к нему. В последнем случае листоподобность, скорее всего, результат вторичного уподобления стерильных и фертильных органов.

Семяпочки крупные, радиально-симметричные, с трехслойным интегументом, саркотеста которого обычно имеет яркую окраску. Эпидермис интегумента с более или менее многочисленными устьицами и обычно опушен, причем волоски могут концентрироваться на верхушке. Нуцеллус в верхней части отделен от интегумента и покрыт кутикулой, толщина которой достигает 7 мкм. В нижней части он кажется сросшимся с интегументом, однако очень тонкие кутикулы внутренней стенки интегумента и нуцеллуса прослеживаются вплоть до халазы [Pant, Nautiyal, 1963]. На нуцеллусе также есть устьица.

Двойная проводящая система состоит из восьми пучков во внешнем слое интегумента и восьми во внутреннем или в нуцеллусе. По данным Д. Панта и Д. Наутияля [Pant, Nautiyal, 1963], внутренние пучки проходят точно по границе интегумента и нуцеллуса и могут входить в последний.

В начале развития семяпочки нуцеллус выступает над интегументом, который затем перерастает его, образуя микропиле. Верхушка нуцеллуса к этому времени оформляется в пыльцевую камеру с выступающим клювиком. Тетрада мегаспор линейная. Мегаспоровая мембрана толстая. Женский гаметофит моноспорический, нуклеарный до 1000-ядерной стадии.

Пыльцевые зерна рассеиваются в трехклеточном состоянии. В пыльцевой камере они заякореваются с помощью длинных гаусториев, проникающих в нуцеллус. Развитие пыльцевой трубки продолжается несколько месяцев. К концу его на верхушке женского гаметофита возникает архегониальная ямка с двумя—четырьмя архегониями. Как и у гинкго, она заполняется жидкостью, в которой плавают сперматозоиды, достигающие исключительно крупных размеров — более 400 мкм. Шейки архегониев двуклеточные, но непосредственно перед оплодотворением образуются четыре дополнительные клетки [Norstog, 1982]. Отмечается функционирование обоих спермиев [Rao, 1974]. Нуклеарное развитие предзародыша продолжается до 64—1000-ядерной стадии. Суспензор удлиняется не только вниз, продвигая зародыш к центральной полости гаметофита, но и вверх, к шейке архегония (как и у араукариевых). Из нескольких параллельно развивающихся предзародышей преимущество получает тот, который глубже проникает в ткань гаметофита [Lang, 1900]. Проросток имеет массивный первичный корень, развитие которого значительно упреждает рост стебля, и две семядоли (одну у Ceratozamia), верхушки которых остаются в семени.

Хотя мезозой еще и сейчас по традиции именуют эрой саговниковых,

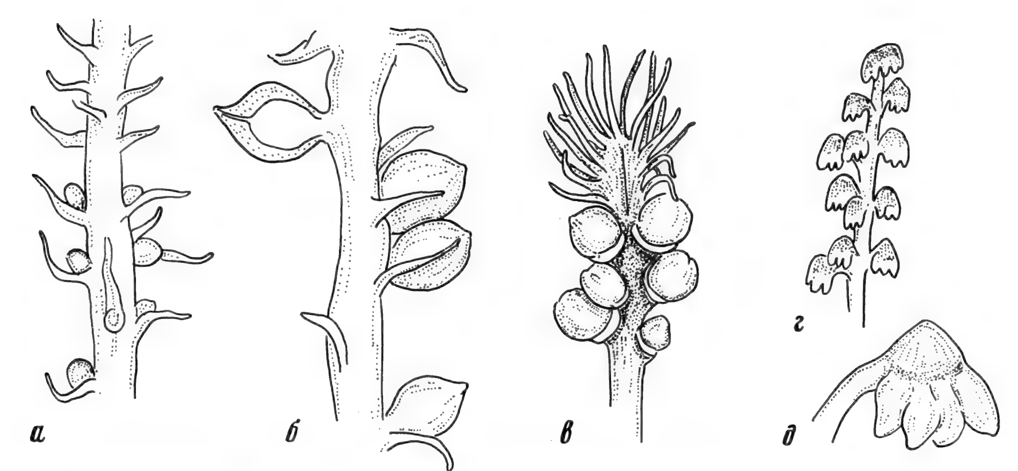


Рис. 18. Семенные стробилы раннемеловой Semionogyna (proto-Cycadales)

а — с ювенильными; *б* — со зрелыми семяпочками в сопоставлении с Cycas (*в*); *г,д* — предполагаемый пыльцевой стробил и отдельный спорантиофор

мезозойские отложения пародоксально бедны остатками этой группы. Только одна находка Cycas известна в верхне мелу [Красилов, 1979], тогда как другие современные роды появились лишь в эоцене [Hill, 1980]. Значительная часть листовых остатков, описанных под сборным названием "цикадофиты", в действительности принадлежит беннетитовым. Так как для этих последних характерны парацитные устьица и извилистые антиклинальные стенки покровных клеток (с исключениями), то сложилась традиция относить все цикадофитовые листья с такими признаками к Bennettitales, остальные — к Cycadales. Однако у этих остальных листья чаще всего простые, как у Nilssonia, а не сложные, как у настоящих саговниковых, эпидермис не подразделен на полосы разноориентированных клеток, устьица менее специализированы (добавлю, что прямые клеточные стенки — отнюдь не типичный признак саговниковых). Дополнительные причины, по которым подобные цикадофиты должны быть исключены из Cycadales, приведены при описании соответствующих групп.

В нижнемезозойских отложениях обнаружены семенные органы — Dioonitocarpidium, Cycadospadix, Palaeocycas [Florin, 1936; Kraüsel, 1953], напоминающие овулифоры Cycas, но их интерпретация пока остается спорной, и не исключено, что они не имеют прямого отношения к саговниковым [Harris, 1961]. В частности, так называемые Cycadospadix большей частью оказались катафиллами беннетитовых, у Dioonitocarpidium обычный лист отходит от клубневидного органа, подозрительно напоминающего стебель с рубцами листьев, а не семяпочек.

Пермские "саговниковые" рассмотрены в разделе "Gigantopteridales", к которым они, по-видимому, ближе, чем к настоящим Cycadales. Я не думаю, что их можно использовать для подтверждения листовидной природы "мегаспорофиллов" Cycas. Более примечательны с этой точки зрения семенные органы Semionogyna, описанные автором и Е.В. Бугдаевой из нижнемеловых отложений Забайкалья [Krassilov, Bugdaeva, 1987]. Это колосовидные стробилы с широкой осью, несущей спирально расположенные сидячие ортотропные семяпочки в пазухах узких ланцетовидных брактей (табл. I, фиг. 1—6). Дистальные брактеи, как правило, пустые. Стробилы практически не уплощены, и спиральное расположение боковых органов отчетливо видно на отпечатке. Молодые семяпочки значительно короче брактей и частично прикрыты их расширенными

основаниями. По мере созревания они перерастают брактеи, которые отвисают от основания семяпочки и затем опадают. Крупные радиально-симметричные ортотропные сидячие семяпочки с толстым интегументом, свободным нуцеллусом, массивной наружной кутикулой и относительно частыми устьицами типичны для саговниковых.

Нетрудно представить себе преобразование этих стробилов в "мегаспорофилл" Cycas, для которого достаточно уплощения и редукции брактей, поддерживающих семяпочки, тогда как дистальные пустые брактеи образуют листовидную верхушку. У близкого рода Dioon описаны проксимальные выросты семяпочек [Sabato, De Luca, 1985], которые можно рассматривать как приросшие редуцированные брактеи (рис. 18).

Сопутствующие Semionogyna листья типа Cladophlebidium — дваждыперистые, с промежуточными перышками на рахисе (по толщине и характеру поверхностной штриховатости соответствующем стержню стробила), относятся к "каллиптероидному" типу и похожи на листья раннемезозойских пельтаспермовых. Среди семенных органов каллиптериевой пермской флоры Sobernheimia [Kerp, 1983] обнаруживает некоторые черты сходства с Semionogyna (см. рис. 16).

Эти находки послужили основанием для выделения группы Protocycadales, вероятно предковой по отношению к саговниковым. Отмечу, что забайкальские протоцикадовые из отложений второй половины нижнего мела существовали незадолго до появления Cycas в позднем мелу.

GINKGOALES

Изолированное положение гинкго в системе современных семенных растений определилось после открытия у нее жгутиковых сперматозоидов, однако побудительной силой к выделению семейства гинкговых [Die naturlichen..., 1897—1915] послужили многочисленные находки ископаемых гинкгоподобных растений, большинство из которых по иронии судьбы оказались представителями других семейств и порядков.

Современная гинкго — крупное листопадное дерево с пикноксильными, как у хвойных, длинными и маноксильными укороченными побегами. Брахибласты многолетние, иногда ветвятся, покрыты чешуевидными листьями. Такие же описаны у ископаемых гинкговых [Красилов, 1972а]. В сердцевине имеются смоляные каналы, как у Cephalotaxus [Seward, Gowan, 1900]. Листья современного вида черешковые, с широкой вееровидной пластинкой, на длинных побегах и особенно на адвентивных побегах у основания ствола лопастные, на брахибластах почти цельные. Наблюдаются также небольшие различия в форме листьев пыльцевых и семенных растений. Мезозойские гинкговые имели листья частью того же типа, но нередко более расчлененные. Среди них известны формы и с бесчерешковыми лопастными и цельнымим ланцетовидными листьями (Sphenobaiera, Erethmophyllum, Pseudotorellia).

Жилкование большей частью открытое или с редкими анастомозами нескольких типов [Arnott, 1959]. В типичном случае в основание листа входят две жилки, поднимающиеся вдоль края и ветвящиеся симподиально. Отходящие от них жилки вильчатые или простые, в ланцетовидных листьях субпараллельные, более или менее сходящиеся к верхушке.

Жилкование широких вееровидных листьев или отражает систему сросшихся симподиальных сегментов, или служит основой для подобной сегментации. Во всяком случае, мезозойские листовые морфотипы Ginkgoites и Baiera часто обнаруживают симподиальный план сегментации листа. В предельном случае узкие конечные сегменты имеют лишь по одной жилке (Baierella).

Гинкгоподобные листья встречаются во многих группах растений — от папоротников до цветковых. В силу этого, как уже говорилось, к гинкговым нередко относили листовые остатки растений иной систематической принад-

лежности. Так случилось, в частности, с чекановскиевыми [Красилов, 1972]. Род Eoginkgoites, как выяснилось [Ash, 1976], имеет парацитные устьица, указывающие на принадлежность к беннетитам. Вееровидные листья и листоподобные органы девонских протогимноспермов, например Psygmophyllum или Ginkgophyton [Beck, 1963], очень похожи на листья гинкго. Перышки такого типа встречаются у птеридоспермов и саговниковых. Примечательна в этом отношении группа мезозойских цикадофитов Heilungia—Aldania, для которой характерны две обегающие край и симподиально ветвящиеся жилки. Аналогичное жилкование имеет палеозойская Yavorskia [Радченко, 1963], относимая к птеридоспермам или цикадофитам. Целый ряд палеозойских растений с гинкгоподобными листьями — Rhipidopsis, Uralophyllum, Phylladoderma, Dicranophyllum и др. [Красилов, 1972а], время от времени включаемые в порядок Ginkgoales, в действительности тяготеют к птеридоспермам [Meyen, 1984]. До сих пор остается неясным систематическое положение симподиально сегментированных листьев типа Saportea или Barrealis [Stipancic, Bonetti, 1965]. Baierella с очень узкими лопастями очень похожа на Stenopteris из пельтаспермовых и в прошлом описывалась под этим названием [Krassilov, 1982b]. Роды Glossophyllum—Sphenobaiera могут принадлежать частью гинкговым, частью другим цикадофитам или птеридоспермам (палеозойские сфенобайеры?).

Я уже отмечал сходство Macrotorellia с листьями однодольных [Krassilov, 1977a]. Особого внимания в этой связи заслуживают недостаточно изученные листья Pseudoginkgo Velen. et Viniclar из верхнего мела Чехословакии.

По распределению устьиц листья гинкго преимущественно гипостомные, с единичными устьицами на верхнем эпидермисе, последние чаще у молодых листьев длинных побегов и на "мужских" деревьях [Kanis, Karstens, 1963]. Устьица расположены беспорядочно (у ланцетовидных листьев чаще продольные), устьичные аппараты амфициклические, реже моноциклические, гаплохейльные, с радиальными побочными клетками и кольцом Флорина, часто осложненным папиллами. Опушенность особенно характерна для мезозойских и ювенильных современных листьев. Чешуевидные листья эпистомные [Красилов, 1972а]. Обычны короткие секреторные каналы. У Pseudotorellia описаны смоляные каналы, протягивающиеся от основания до верхушки [Красилов, 1972], — конифероидный признак.

Пыльцевые и семенные органы гинкго развиваются на верхушках укороченных побегов в окружении почечных чешуй, образующих своего рода "околоцветник". Весь этот орган можно было бы уподобить цветку, если бы репродуктивные органы не росли вперемежку с листьями. Пыльцевые органы стробилярные, располагаются по периферии, в пазухах чешуй, тогда как центральная часть "цветка" занята обычными листьями. Чешуи сидячие, ложковидные, с пленчатым краем.

Пыльцевая шишка черешковая, с большим числом спирально расположенных спорангиофоров, состоящих из ножки и небольшого двулопастного щитка с секреторной железкой (такие же железки бывают на чешуях) и двумя (изредка тремя-четырьмя) абаксиальными спорангиями. Пыльцевые зерна безмешковые или с зачаточными мешками [Herzfeld, 1927] и альвеолярной инфраструктурой экзины, в которой выделяется слой, гомологичный эндэкзине (нэкзине 2) покрытосеменных [Rohr, 1977; Zavada, 1984a]. Ископаемые пыльцевые органы типа Stenomischus с щитковидной верхушкой спорангиофора и абаксиальными спорангиями могли принадлежать как гинкговым, так и хвойным. Род Stachyopitys, связываемый с листовой группой Baiera—Sphenobaiera—Glossophyllum имел многочисленные, в ряде случаев, по-видимому, сросшиеся спорангии, как у птеридоспермов и пельтаспермовых.

Верхушка укороченного побега с семенными органами несет сидячие брактеи с пленчатым краем во внешнем витке и черешковые во внутреннем. Ову-

лифоры, перемежающиеся с обычными листьями, состоят из слегка уплощенного желобчатого черешка, кверху расширенного и несущего в типичном случае две прямые семяпочки, окруженные у основания воротничками. Обычно они описываются как пазушные, но, по моим наблюдениям, они топографически гомологичны листьям, к тому же черешки листьев и овулифоров внешне неразличимы. Тем не менее еще А. Сьюорд и Дж. Гоуэн [Seward, Gowan, 1900] описали в основании черешка овулифора четыре проводящих пучка (выше попарно сливающихся), в отличие от двух в основании листового черешка. При довольно часто наблюдаемом слиянии черешков овулифора и листа в основании насчитывается шесть пучков. Другие часто отмечаемые аномалии заключаются в развитии овулифоров с одной или несколькими черешковыми семяпочками, а также семяпочек на неизменных листьях. В последнем случае у их основания закладываются валики мясистой ткани, напоминающей саркотесту семени [Favre-Duchartre, 1956].

Эти листовидные овулифоры издавна привлекают внимание морфологов как возможная модель филлосперма или плодолистика [Emberger, 1954]. Их можно рассматривать как атавистические гомеотические мутации — возврат к пластинчатому "мегаспорофиллу" птеридоспермовых предков — или же как результат конгенитального слияния овулифора с листом (в пользу чего косвенно свидетельствует отмеченная выше тенденция к их постгенитальному срастанию). Изредка встречаются переходные формы между обычными и листовидными овулифорами, наводящие на мысль, что те и другие имеют одну природу. Естественно напрашивается сопоставление с "мегаспорофиллами" Cycas, интерпретация которых сталкивается с аналогичными трудностями (см. выше).

Интерпретация "воротничка" целиком зависит от понимания природы всего семенного органа, и он соответственно выступает в роли свернутой листовой лопасти, редуцированной купулы или новообразованного разрастания верхушки черешка. Хотя внешне воротничок похож на короткий эпиматий Dacrydium и Phyllocladus, ариллус Taxus и воротничок Gnetum, его гомологичность этим структурам не подтверждена. Поздняя по отношению к дифференциации интегумента и нуцеллуса закладка воротничка служит аргументом против его происхождения от листоподобного органа [Pankow, Sothmann, 1967]. Отметим в этой связи, что редуцированный эпиматий Phylloclasus также закладывается относительно поздно [Sinnott, 1913].

Семяпочка гинкго прямая, пластиспермическая, плоскость симметрии подчеркнута двумя отчетливыми килями на внешнем мясистом слое (саркотесте), которым соответствуют два проводящих пучка в склеротесте. В редких случаях развиваются три-четыре пучка и соответственно киля. Нуцеллус свободен в верхней части, слабо кутинизирован, с вместительной пыльцевой камерой и коротким клювиком. На ранней стадии развития он выступает над интегументом, но с появлением мегаспоровой мембраны интегумент быстро перерастает нуцеллус, образуя короткое микропиле. Мегаспоровая мембрана во время опыления очень тонкая и лишь позднее утолщается до 7 мкм [Lee, 1955]. Нуклеарная стадия развития женского гаметофита может продолжаться до образования 256—1000 ядер. Архегониев обычно два, изредка три-четыре. Они расположены в главной плоскости симметрии на верхушке гаметофита непосредственно под пыльцевой камерой. Шейки архегониев четырехклеточные. вентральная канальцевая клетка эфемерная. Ко времени оплодотворения верхушка гаметофита между архегониями образует колонку (tent-pole), выполняющую секреторную функцию и(или) поддерживающую усохшую верхушку нуцеллуса.

Пыльца гинкго рассеивается на четырехклеточной стадии. В это время микропиле выделяет опылительную каплю. Неопыленные семяпочки сразу же опадают, опыленные опадают в разное время, причем развитие зародыша может начаться как после отделения от материнского растения (префанерогамия), так и до него.

Перед оплодотворением две пыльцевые трубки закрепляются против шеек архегониев. Яйцеклетка образует клювик, раздвигающий шейковый канал. Сперматозоиды гинкго мельче, чем у саговниковых, — около 80—85×40—45 мкм. Нередко в архегоний проникают оба сперматозоида. Первое деление зиготы сопровождается формированием незавершенной клеточной стенки, после чего деления свободноядерные вплоть до 128—256-ядерной стадии. Суспензор слабо развит. Семядолей две, они остаются в семени, и лишь влагалищное основание выходит наружу. Апекс первичного корня защищен колеоризой. Примордии нескольких листьев закладываются еще до выхода проростка из семени (ср. у злаков). Семена такого же строения, как у гинкго, но, как правило, менее крупные, известны с юры [Harris et al., 1974]. Их склеротеста часто распадалась на две половинки. Описаны также ископаемые семенные органы двух типов — рыхлые стробилы с многочисленными спирально расположенными боковыми овулифорами из ножки и ортотропной семяпочки без брактей (Karkenia) и чешуевидные черешковые овулифоры с пазушной (?) семяпочкой (Umaltolepis). Первые встречены вместе с листьями Ginkgoites, Spehenobaiera и Baierella [Archangelsky, 1965; Красилов, 1972; Krassilov, 1969, 1982b], вторые, судя по совместным находкам и очевидному сходству эпидермальных признаков, принадлежали Pseudotorellia [Красилов, 1972]. Строение семяпочки, а также отдельные элементы гаметогенеза и эмбриогенеза были изучены у каркении из верхней юры Буреинского бассейна [Красилов, 1972a]. У этих относительно мелких (5×3 мм) семяпочек трехслойный интегумент с толстым средним слоем каменистых клеток. Нуцеллус свободен до основания и сильнее кутинизирован, чем у гинкго, соединяется с интегументом массивным халазальным выступом (птеридоспермоидная черта). Верхушка нуцеллуса вытянута в короткий клювик или же имеет только отверстие с кутикулярным ободком, на котором задерживаются пыльцевые зерна. В семяпочке, готовой к оплодотворению, гаметофит почти заполняет нуцеллус, мегаспоровая мембрана толстая, два архегония располагаются под пыльцевой камерой и против них — пыльцевые трубки. Следов колонки не обнаружено. Около трети исследованных семян содержали зародыши на разных стадиях развития, в одном случае с оформленными семядолями и корешком. Массивный суспензор продвигает предзародыш в проксимальную часть нуцеллуса, который усыхает в различной степени. При сопоставлении с гинкго наряду с вполне очевидным сходством вырисовываются и некоторые отличия: в частности, нуцеллус каркении более птеридоспермоидный, тогда как развитие зародыша в неотделившемся семени доходит до более продвинутой стадии, чем у гинкго.

По ископаемым остаткам выделено два семейства — Karkeniaceae и Pseudotorelliaceae [Krassilov, 1969]. Кажется правдоподобным переход от чешуи Umaltolepis (псевдотореллиевые) к воротничку гинкго. Что же касается каркении, то ее можно сопоставить лишь с очень редкими аномальными ветвящимися овулифорами гинкго, несущими несколько семяпочек (впервые описаны Э. Страсбургером, см.: [Seward, Gowan, 1900]). Пока остается неясным, была ли стробилярность в данном случае первичной или вторичной. Не исключено, что настоящие гинкговые и каркениевые — рано разошедшиеся эволюционные линии, имеющие общего предка и проявляющие гомологическую изменчивость в строении семенных органов.

CONIFERIDAE

Основной признак конферид — сложные стробилы, соответствующие более высокой ступени интеграции репродуктивных органов, чем простые стробилы цикадофитов, тогда как дестробилированные семенные органы явно вторичны. Для них характерны также пикноксильность, гетеробластия, микро-

филльность, мешковые пыльцевые зерна, однако эти признаки не облигатны и встречаются также в других надпорядках голосеменных. Конифериды включают два вымерших палеозойских порядка и один мезозойский—современный.

CORDAITALES

Кордаитовые — одна из наиболее древних групп стахиоспермных конифероидных, существовавшая в среднем—позднем карбоне и перми и традиционно противопоставляемая филлоспермным птеридоспермам, хотя в результате находок последних лет граница между ними оказалась несколько размытой. Различают две группы кордаитов, которые условно можно назвать гигрофильной и мезофильной. К первой относятся стебли Cordaixylon с эндархным созреванием древесины, пыльцевые и семенные стробилы Cordaianthus, пыльца Florinites и семена Cardiocarpus. Ее типичный представитель — Cordaixylon dumusum — невысокий кустарник со стелющимся стеблем толщиной около 5 см, обильными диархными адвентивными корнями, пазушным ветвлением, гетеробластическими побегами, несущими игловидные листья проксимально и лентовидные многонервные дистально (на некоторых побегах листья только игловидные), и эпикормными стробилами. Стебли эустелические с септированной сердцевиной. Первичная проводящая система симподиальная из 13 осевых пучков и коллатеральных листовых следов, проходящих 2—4 междоузлия, прежде чем войти в лист [Rothwell, Warner, 1984]. Следы ветвей отходят выше листовых. Лентовидные листья типа Cordaites с гладкой или ребристой поверхностью в зависимости от развития склеренхимных тяжей, расположенных через две жилки. Устьица на нижней поверхности, преимущественно тетрацитные. Мезофилл компактный, без воздухоносной ткани. Пыльцевые и семенные органы построены по одному плану в виде сложных стробилов Cordaianthus, пазушные укороченные побеги которых содержат стерильные и фертильные чешуи — спорангиофоры с терминальными пучками из четырех-пяти цилиндрических спорангиев или овулифоры, простые и вильчатые, с апикальными прямыми семяпочками [Florin, 1951; Rothwell, 1982a]. Пыльца типа Florinites, с экваториальным эндоретикулятным мешком без тетрадного знака, прорастала, очевидно, через дистальную лептому.

Cardiocarpus — средних размеров платиспермические семена с крыловидными выростами интегумента в главной плоскости симметрии (иногда также с шиповидными выростами, как и у C. spinatus). Интегумент свободен от нуцеллуса вплоть до основания, из трех (иногда четырех) слоев — эндотесты, склеротесты (иногда дополнительного слоя) и саркотесты. Семяпочка снабжается одним следом, который обычно до вхождения в склеротесту ответвляет два пучка, проходящие по саркотесте (но могущие ответвляться выше и входить в эндотесту), и образует платформу проводящей ткани в основании нуцеллуса [Serlin, 1982a].

Вторая (мезофильная) группа кордаитовых отличается несептированной сердцевиной, мезархным развитием древесины, первичной проводящей системой стебля из одних листовых следов, амфистомными листьями, пазушными стробилами, уплощенными спорангиофорами и строением предпыльцы. Судя по характеру сохранности, эти кордаиты росли за пределами углеобразующих болот. Наиболее полно изученный представитель этой группы Mesoxylon priapi из верхнего пенсильвания Северной Америки [Trivett, Rothwell, 1985] описан по структурно сохранившимся остаткам стеблей с листьями и пыльцевыми стробилами. Стебли с паренхимной сердцевиной, окруженной 10—18 пучками первичной ксилемы, которые проходят через 8—10 междоузлий, раздваиваются примерно на середине этой дистанции и затем отклоняются в виде двойных листовых следов, дополнительно ветвящихся в коре (в основание листа входит 8—10 пучков). Осевые пучки неразличимы, и соответственно симподиальная система первич-

ной проводящей ткани не развита. Граница с вторичной ксилемой нечеткая. Наблюдается постепенный переход от кольчатых, спиральных и лестничных трахеид к точечным с окаймленными порами на радиальных стенках. Вторичная ксилема с однорядными, изредка двурядными лучами. В коре содержатся смоляные каналы и склеренхимные тяжи типа спарганум. Адвентивных корней нет. Ветвление пазушное, ветвь снабжается пучком, отходящим выше листового. Листья типа Cordaites, с мезархными проводящими пучками и гиподермальными склеренхимными тяжами. Устьица в продольных рядах между ребрами, тетрацитные. Пыльцевые стробилы типа Gothania, сложные, с четырехгранной осью, брактеями в четыре ряда и радиально-симметричными пазушными укороченными побегами, которые несут до 28 чешуй, из которых пять верхних фертильны, с 4 спорангиями, расположенными в ряд. В незрелых стробилах стерильные чешуи покрывают фертильные. Спорангии вскрываются продольной щелью. Предпыльца моносаккатная типа Sullisaccites, с равно- или неравно трехлучевой или изогнутой однолучевой проксимальной щелью.

Развитие экзины изучено у пыльцевых зерен Felixipollenites из пыльцевых стробилов Gothania [Taylor, Daghlian, 1980]. У незрелых зерен нэкзина ламеллярная, позднее ламелли неразличимы. Мешок с отчетливой эндоретикуляцией дифференцируется на поздней стадии из наружной части сэкзины, формирующейся из орбикул. Тетрадный знак трехлучевой или однолучевой с переходами, по мере созревания его структура усложняется продольными и поперечными ребрами. Зерна этих типов обнаружены в пыльцевой камере Mitrospermum.

Семена (семяпочки) Mitrospermum отчетливо пластиспермические, с трехслойным интегументом. Саркотеста, содержащая секреторные клетки, образует два пленчатых крыла в главной плоскости симметрии и халазальный воротничок. Нуцеллус свободен до основания, обычно представлен в структурно сохранившихся семенах одним эпидермальным слоем, образует крупную в поперечном сечении лопастную пыльцевую камеру и выступающий нуцеллярный клювик. Мегаспоровая мембрана не содержит клеточного гаметофита, что может указывать на свободноядерную фазу в его развитии [Grove, Rothwell, 1980]. Проводящий пучок разветвляется в эндотесте, его ветви пересекают склеротесту и поднимаются вдоль ее границы с саркотестой. Выше проводящий пучок образует платформу из плотной массы трахеид в основании нуцеллуса.

WALCHIALES

Из палеозойских отложений известно несколько сравнительно хорошо изученных родов, которые похожи на хвойных по анатомии стеблей с пикноксильной древесиной, морфологии побегов с чешуевидными листьями и строению семенных органов, представляющих собой собрания пазушных семеносных побегов. Однако ряд существенных отличий от хвойных заставляет выделить их в самостоятельный порядок. Они появились в карбоне (вестфале Б западноевропейской шкалы) и вымерли в течение пермского периода.

Наиболее полно изученное семейство Walchiaceae (номенклатурные основания для употребления законного приоритетного названия Walchia Sternberg, 1825 вместо более позднего синонима Lebachia Florin, 1938 изложены в работе [Clement-Westerhof, 1984]) существовало в позднем карбоне и перми. Изучение этой группы позволило Р. Флорину [Florin, 1938—1945] обосновать концепцию сложного стробила хвойных, выдвинутую А. Брауном и Л. Челаковским. Флорин реконструировал пазушные семяносные побеги вальхиевых как радиально-симметричные с верхушечными прямыми семяпочками на фертильных чешуях — строение, свойственное и репродуктивным побегам корда-

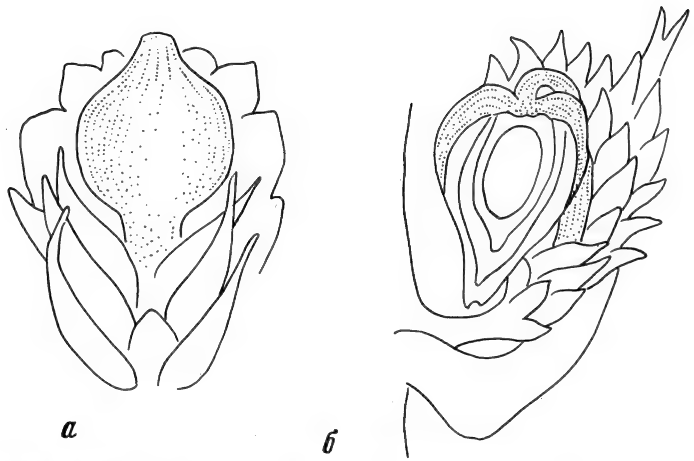


Рис. 19. Пазушный овулифор вальхиевых
а — Oritseia; *б* — Walchia ("Lebachia") lockardii [Clement-Westerhof, 1984; Mapes, Rothwell, 1984]

итов. В последнее время, однако, реконструкции Флорина подверглись существенному пересмотру. Были изучены минерализованные шишки Walchia (Lebachia) lockardii из верхнего пенсильвания— нижней перми США [Rothwell, 1982b; Mapes, Rothwell, 1984). У них пазушные семеносные побеги с несколькими стерильными и одной-двумя фертильными чешуями явно уплощены и не имеют радиально-симметричного строения, свойственного аналогичным пазушным побегам кордаитовых. Семяпочки верхушечные на фертильных чешуях (овулифорах), но не прямые, а обращенные, отчетливо двусторонне-симметричные (рис. 19). Они, кажется, не имели отчетливой ножки, но между верхушкой фертильной чешуи и халазой заметна перетяжка. Нуцеллус свободен от интегумента вплоть до халазы, пыльцевая камера с клювиком. В ней сохранилась предпыльца Potonieisporites. Мегаспоровая мембрана толстая. В семяпочках не обнаружено клеточного мегагаметофита. Они, очевидно, опадали до оплодотворения.

И. Клемент-Вестергоф [Clement-Westerhof, 1984] изучила полузабытый флориновский род Ortiseia из нижней перми Доломитовых Альп. Оказалось, что у ортисеи пазушный фертильный побег уплощен, содержит до 30 стерильных и одну адаксиальную фертильную чешую с обращенной семяпочкой, которая развивалась не апикально, а абаксиально. Это открытие побудило Клемент-Вестергоф критически пересмотреть данные Флорина, и она пришла к выводу, что у Walchia и Ernestiodendron семяпочки тоже одиночные, обращенные и абаксиальные. Последний пункт расходится с приведенным выше описанием Мейпс и Ротвелла. Справедливости ради надо отметить то упускаемое из виду обстоятельство, что Флорин не рассматривал вальхиевых как вполне гомогенную группу в отношении семенных органов. По крайней мере у одного вида, Walchia arnhardtii, он описал обращенные семяпочки. Флорин отмечал также различия в развитии микропиле. У некоторых видов верхушка нуцеллуса с папиллозными (секреторными?) клетками выступает между лопастями интегумента. С.В. Мейен [Meyen, 1981, 1984] описал из верхней перми род Sashinia, у которого пазушный семенной побег несет стерильные чешуи у основания и несколько дистальных фертильных чешуй с обращенными абаксиальными семяпочками. Мейен также пересмотрел флориновские Ernestiodendron и Walchiostrobus, показав, что семяпочки у них абаксиальные.

Таким образом, ситуация внутри группы вальхиевых складывается довольно сложная. Вегетативные органы у них одного типа, системы олиственных побегов уплощенные, в типичном случае ветвящиеся в одной плоскости, листья умеренно гетероморфные, от прижатых шиловидных (Walchia) до отстоящих продолговатых (Ortisea), устьица в одиночных рядах или двурядных зонах (как и у современных хвойных, этот признак варьирует и не годится для разграничения родов), характерна опушенность. Пыльцевые стробилы, кажется, во всех случаях простые, с пучками спорангиев на нижней стороне или вокруг ножки спорангиофора. Они продуцировали мешковую предпыльцу типа Potonieisporites (Walchia), Nuskoisporites (Ortiseia) и Scutasporites [Sashinia]. Семенные шишки принципиально одного плана, с вильчатыми брактеями, уплощенными пазушными побегами, несущими стерильные и фертильные чешуи. Семяпочки двусторонне-симметричные. Все эти признаки как будто подтверждают единство группы. Однако фертильные чешуи в одних случаях расположены латерально, в других (сашиния) — апикально, т.е. активность апикальной меристемы или продолжалась, или прекращалась после их заложения. Далее, семяпочки в большинстве случаев абаксиальные обращенные, но у американской вальхии верхушечные обращенные, а у Moyliostrobus, по описанию, прямые на ножке. Если придавать верхушечной или боковой плацентации такое значение, какое приписывал им Флорин, отделивший по этому признаку тисовых от хвойных, то вальхиевые — несомненно гетерогенная группа. Однако большинство исследователей считают тисовых хвойными, допуская внутригрупповую изменчивость плацентации. Апикальные семяпочки можно рассматривать как атавистический или, наоборот, производный признак. Сравнение с кордаитовыми свидетельствует в пользу первого предположения, но в целом вопрос неясен.

Особое положение занимают гондванские кониферида Buriadia, Walkomiella, Paranocladus и Searsolia [Pant, 1982]. У позднепермской буриадии листья гетероморфные, частью вильчатые, шишек как таковых нет, анатропные платиспермические семяпочки на ножке развивались изолированно на побегах разных порядков. У них не обнаружено кутинизированной мегаспоровой мембраны, тогда как кутикула нуцеллуса толще, чем у хвойных. Связующим звеном между буриадией и вальхиевыми считают род Carpenteria с вильчатыми листьями и брактеями. Д. Пант [Pant, 1982] считает морфотип буриадии исходным для всех хвойных, и в частности вальхиевых, семенные шишки которых могли образоваться из системы побегов с одиночными семяпочками. Однако относительно молодой возраст буриадии скорее свидетельствует в пользу редукционного или независимого происхождения ее чрезвычайно простых семенных органов.

Недавно описанные Ferugliocladus и Ugartecladus из перми Аргентины [Archangelsky, Cuneo, 1987] представляют собой стробилированный вариант Buriadia. Семенные шишки компактные, с единственной прямой семяпочкой в пазухе брактеи без каких-либо признаков семенной чешуи. Семяпочки платиспермические, симметрично окрыленные, с простым или раздвоенным микропиле и толстой мегаспоровой мембраной. Пыльцевые стробилы простые, пыльца одномешковая. Хотя отсутствие семенной чешуи может быть объяснено различными способами, две версии представляются сейчас равновероятными: редукция пазушного семенного побега вальхиевых до одной семяпочки или соединение овулифоров буриадиевого типа в компактный стробил. Намеченная Флорином связь между Walchia (Lebachia) и пермскими хвойными Pseudovoltzia давно подвергалась сомнению [Schweitzer, 1963]. Интеграция частей шишечной чешуи у псевдовольции зашла гораздо дальше, чем допускал Флорин. Попытки заполнить брешь посредством таких форм, как Sashinia, также не обходятся без гипотетических переходных стадий и, во всяком случае, должны быть подкреплены более детальным изучением семяпочек.

Дополнительную проблему представляют пыльцевые шишки. У вольциевых они обычно сложные (см. ниже).

Вальхиевые отличаются от кордаитовых главным образом уплощенными пазушными побегами и обращенными семяпочками. С хвойными их сближают в основном морфология листьев и общий план строения семенных органов, т.е. признаки, встречающиеся и у кордаитовых. В эволюционном плане пазушные семенные побеги, может быть, гомологичны семенной чешуе, но морфологическая дистанция между ними несомненно достаточна для таксономического разделения. Стерильные чешуи на семенных побегах, предпыльца вместо настоящей пыльцы, опушенные листья, смоляные каналы без эпителия подтверждают изолированное положение вальхиевых среди кониферид.

CONIFERALES

В течение всего "подготовительного периода" и ранней истории цветковых хвойные доминировали в растительном покрове. Они и сейчас удерживают господствующие позиции на огромных пространствах севера Голарктики, покрытых тайгой, и в горных лесах Тихоокеанского кольца. Известно 57 современных и примерно втрое больше ископаемых родов. До отделения голосеменных от цветковых хвойных считали особой ветвью цветковых с редуцированными листьями и цветками. К. Линней сопоставлял семенную чешую с чашечкой цветка, а семяпочку — с пестиком. Р. Браун видел в семенной чешуе открытый плодолистик. Ранний этап изучения хвойных обстоятельно описан У. Уорсделлом [Worsdell, 1900a].Он завершился в конце XIX в. разработкой концепции сложного стробила — "соцветия" из пазушных семенных побегов, превратившихся в семенную чешую. Эта концепция получила всеобщее признание в 40-х годах XX в. после работ Р. Флорина, подтвердившего ее на обширном палеоботаническом материале, правда по большей части не относящемся к настоящим хвойным.

Если в прошлом хвойных считали весьма близкими цветковым, их возможной сестринской группой на языке кладистской систематики, то со временем их стали разделять все более решительно и в наши дни практически никто не усматривает между ними близкого родства. Этот вопрос, однако, еще недостаточно изучен и требует непредвзятого подхода.

Единство хвойных как таксона определяется главным образом такими признаками, как пикноксильная древесина, мелкие, преимущественно однонервные листья, простые пыльцевые и сложные семенные шишки. Однако в пределах группы наблюдается значительное разнообразие как по этим, так и по менее освоенным таксономией признакам — см. обзоры в специальных работах по стеблевой анатомии [Greguss, 1955; Schultze-Motel, 1963; Namboodiri, Beck, 1968], морфологии и анатомии листьев [Florin, 1951; Laubenfels, 1953], гаметогенезу и эмбриогенезу [Maheshwari, Singh, 1967; Konar, Oberoi, 1969; Roy Chowdhury, 1962]. Учитывая большой объем информации о хвойных, мы ограничимся рассмотрением признаков, имеющих определенное филогенетическое значение.

Современные хвойные — большей частью деревья с конусовидной кроной, в том числе гигантские (секвойя — до 110 м), или кустарники, изредка кустарнички. Отмечен случай паразитизма у вида Podocarpus ustus с Новой Каледонии. Организация побега обычно радиальная. Уплощенные "перистые" системы побегов встречаются, по-видимому, как производный признак у некоторых араукариевых, таксодиевых и кипарисовых. Брахибластия появилась в разных семействах, очевидно, как приспособление к сезонному климату уже во второй половине триаса. Опадающие укороченные побеги характерны для сосновых, таксодиевых, Agathis, из вымерших форм — для подозамитов.

Расположение листьев большей частью спиральное очередное, реже супро-

тивное (Metasequoia, Agathis, Podocarpus sect. Nageja) и декуссатное. Очередные листья снабжаются одним проводящим следом, супротивные и декуссатные иногда двумя следами от разных симподиев [Namboodiri, Beck, 1968].

Листья в основном четырех типов — шиловидные, в сечении четырехгранные, чешуевидные треугольные, линейно-ланцетные плоские с одной-двумя, изредка многочисленными параллельными жилками. Распространен листовой полиморфизм, особенно гетерофиллия (ветви разного порядка несут различной формы листья, как у болотного кипариса), характерная в первую очередь для хвойных, имеющих укороченные побеги. Однако гетеробластия — изменение формы листьев вдоль побега — для хвойных не характерна. В этом их отличие от птеридоспермов и цветковых [Rothwell, 198b]. В онтогенезе линейные листья часто предшествуют шиловидным или чешуевидным, однако исторически эти листовые формы наиболее древние, преобладают у палеозойских хвойных, обычны также для вальхиевых, мезозойских гнетофитов, эфедры и некоторых цветковых, встречаются у кордаитовых, руфлориевых (Slivkovia), лигиноптериевых и каллистофитовых. Широкие многонервные листья появились в семействе Voltziaceae лишь в середине триаса. Араукариевые и подокарповые с такими листьями известны начиная с раннемеловой эпохи [Красилов, 1967], т.е. значительно позднее появления этих семейств. Таким образом, этот тип листьев, несомненно, развился параллельно в разных эволюционных линиях хвойных и его сходство с листьями кордаитовых и гинкговых следует считать конвергентным. Примечательно, что листья типа Podozamites принадлежат по крайней мере двум группам хвойных, но различить их можно лишь по строению эпидермиса [Harris, 1979; Красилов, 1985]. Ограниченное распространение среди хвойных получили такие признаки, как раздвоенные листья (Abies, Tsuga, Pseudotsuga), как у вальхиевых; микроскопические краевые зубчики или волоски на листьях (Taiwania, Cunninghamia, Pinus, Picea, Tsuga) — признак, более характерный для вальхиевых и гнетовых; декуссатное листорасположение, свойственное в основном кипарисовым и встречающееся также у гнетовых и покрытосеменных; срастание листьев со стеблем (Pseudotsuga, Keteleeria, Abies, формы с чешуевидными листьями), обычное для гнетовых и цветковых; образование двойного листа (Sciadopitys), редко проявляющееся и у цветковых (Bauhinia); боковое (билатеральное в отличие от обычного бифациального) уплощение листьев (Acmopyle, Dacrydium), как у однодольных, известное уже в юре и более достоверно в мелу [Красилов, 1967]; образование филлокладиев, главным образом у Phyllocladus, но также у кипарисовых со срастающимися диморфными боковыми и фациальными листьями, к которым относится меловой Protophyllocladus [Красилов, 1979]. Филлокладии папоротниковидные, похожи на листья пельтаспермовых ("Thinnfeldia"), за которые их нередко принимали в прошлом.

По распределению устьиц листья хвойных могут быть амфи-, гипо- и эпистомными, причем амфистомные есть во всех семействах и онтогенетически в отдельных случаях предшествуют гипостомным. Устьица распределены полосами, одиночными рядами или группами, ориентированы большей частью продольно, у Agathis и Elatides в основном поперечно. У тисовых специализированные устьичные желобки, как у палеозойских руфлориевых (см. выше). Устьица большей частью аномоцитные моноциклические или неполно амфициклические перигенные или мезоперигенные, у Pinus с мезогенными полярными побочными клетками [Johnson, Riding, 1981].

Считается, что пыльцевые и семенные шишки хвойных имеют принципиально различное строение, но это не так бесспорно, как может показаться при поверхностном знакомстве с проблемой. Хотя в подавляющем большинстве случаев стробилы диклинные, моноклиния тоже встречается с определенной частотой, например у Larix europea, Picea excelsa, Pinus maritima, Pseudotsuga

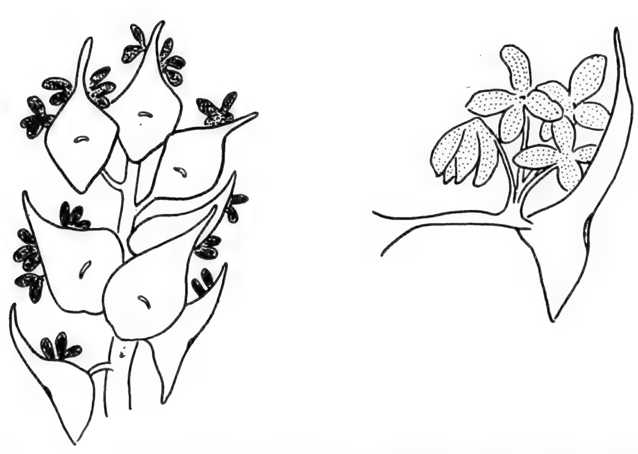


Рис. 20. Сложный пыльцевой стробил триасового хвойного Sertostrobus [Grauvogel-Stamm, 1978]

douglasii, Abies, Sequoia, Juniperus [Barlett, 1913; Tosh, Powell, 1986]. Причем пыльцевые органы могут развиваться в нижней части семенной шишки. Очевидно, этот признак редок лишь потому, что не поддерживается естественным отбором, в противном случае он стал бы постоянным.

Пыльцевые стробилы чаще простые, но у вольциевых, принимаемых многими за стволовую группу в системе хвойных, обычно сложные (рис. 20). Это Nogatostrobus из триаса Японии [Kon'no, 1962] и "cônes-inflorescences" французских исследователей [Schaarschmidt, 1973; Grauvogel-Stamm, 1978]. Среди последних Darneya и Sertostrobus имеют адаксиальные пучки спорангиев из нескольких ветвящихся осей. Я описал Darneya из нижнего мела Монголии, где она сопутствует семенным шишкам Swedenborgia [Krassilov, 1982b]. Эта находка свидетельствует о значительном эволюционном консерватизме вольциевых. В то же время пермская Ulmannia имела простые микростробилы с пельтатными спорангиофорами, несшими по восемь спорангиев, прикрепленных к нижней части щитка и ориентированных вдоль ножки (в нераскрывшейся шишке). Подобное гипоспорангиатное строение обычно для многих триасовых и более поздних хвойных, тогда как эпи- и периспорангиатное (спорангии расположены адаксиально или радиально, вокруг спорангиофора) встречаются гораздо реже. Можно предположить, что редукционный переход от сложных пыльцевых шишек к простым осуществлялся еще в пермском периоде. Тем не менее сложные микростробилы сохранились (или возникли повторно) у некоторых подокарповых, тисовых и Sciadopitys.

Спорангии развиваются из эпидермальных инициалей у большинства Pinaceae, из гиподермальных — у Taxodiaceae, Cupressaceae, Taxaceae и Cephalotaxaceae. В то время как палеозойские вальхиевые еще продуцировали мешковую предпыльцу, та же Ulmannia имела, по-видимому, пыльцу с достаточно развитой дистальной бороздой, хотя и здесь сохранялся однолучевой или неотчетливый трехлучевой изменчивой формы тетрадный рубец на проксимальной стороне [Potonie, Schweitzer, 1960]. В онтогенезе пыльцевых зерен намечается несколько стадий — дакридиоидная со слабо дифференцированными воздушными мешками, гаплоксилоидная и диплоксилоидная. Р. Потонье и Г.Й. Швейцер рассматривают возможность возникновения разных типов мешковой пыльцы путем педоморфной фиксации промежуточных онтогенетических стадий. Хотя у предполагаемых предков хвойных пыльца большей частью одномешковая, у ульманнии сплошной субэкваториальный мешок образуется как один из вариантов морфологической изменчивости и не на ранней стадии развития.

Подобные абберантные зерна систематически встречаются в спорангиях мезозойских хвойных, производящих в норме двумешковую пыльцу, иногда они закрепляются как постоянный признак [Красилов, Расницын, 1982]. Тетрадный знак на щите наблюдается у современных подокарповых [Cranwell, 1961], тогда как южный род таксодиевых Athrotaxis то ли утратил, то ли так и не приобрел дистальную борозду: его зерна выглядят как предпыльца. У араукариевых также наблюдается недоразвитие сулькуса вплоть до безапертурной пыльцы (Agathis).

Мешковая пыльца делится на эусаккатную — с полыми эндоретикулятными мешками и протосаккатную — с "плотными" мешками, заполненными ветвящимися секзинными выростами. Их семофилетические взаимоотношения неясны [Taylor et al., 1987].

Типичная инфраструктура мешковых пыльцевых зерен альвеолярная, безмешковых — зернистая. М. Завада [Zavada, 1985] показал, что и у форм с мелкими "плотными" (не имеющими воздушной полости) мешками инфраструктура тоже может быть зернистой. Следует отметить, что мешки могли возникать не только путем расслоения, но и как выросты сэкзины. В. Клаус отмечает реликтовую (зачаточную?) столбиковую инфраструктуру у Pinus [Klaus, 1979], Т.Д. Сурова и Э.В. Квавадзе [1988] — у Sciadopitys.

Семенные шишки хвойных развиваются на верхушках ветвей или латерально, на разнопорядковых побегах неограниченного роста. Как и у вальхиевых, они могут "прорастать" в результате аномальной активности апикальной меристемы, образующей стерильный побег. Многие хвойные не имеют семенных шишек в обычном смысле слова и в этом отношении напоминают палеозойскую Buriadia. Функциональной единицей семенных органов считается комплекс брактея—семенная чешуя, обычно составляющий шишечную чешую. Одиночные семенные комплексы нередко считают продуктом редукции шишки. Однако у подокарповых, где степень стробилярности широко варьирует не только в пределах семейства, но и в отдельных родах и секциях (Saxegothea, Microcachrys, Phyllocladus, Podocarpus sect. Stachycarpus), одиночные комплексы могут оказаться исходными [Sinnott, 1913], а стробилы вторичными.

Если считать интеграцию элементов семенного комплекса генеральным направлением эволюции хвойных, то состояние этого признака априори приобретает большой таксономический вес. Тем не менее он варьирует довольно беспорядочно и, например, у разных видов Athrotaxis прослеживаются различные соотношения вплоть до полного слияния семенной чешуи и брактеи (A. selaginoides). Оба компонента шишечной чешуи в этом роде развиты одинаково или семенная преобладает. У других родов того же семейства может, напротив, преобладать брактея (Cunninghamia) Семенной комплекс снабжается двумя группами проводящих пучков с ксилемой на адаксиальной (пучки брактеи) и абаксиальной (инвертированные пучки семенной чешуи) стороне. У подокарповых семенная чешуя облекает семяпочку, образуя эпиматий, своего рода второй интегумент или купулу. Иногда наблюдается срастание эпиматия с брактеей, а также с внутренним интегументом (Podocarpus sect. Dacrycarpus), еще усуглубляющее сходство с двупокровными семяпочками цветковых. У Dacrydium эпиматий короткий, как купула мезозойских кdevcористоспермовых, покрывает семяпочку лишь на ранних стадиях развития, позднее облекает лишь ее основание. Такое строение эпиматия рассматривается [Sinnott, 1913] как переход к ариллусу головчатотисовых и тисовых. Васкуляризация ариллуса Cephalotaxus (двумя проводящими пучками) такая же, как у эпиматиев подокарповых [Worsdell, 1900b]. Другим направлением эволюции ряд исследователей считают шишечную чешую араукарии, где, подобно Dacrycarpus, эпиматий срастается с брактеей, морфологически выраженной в виде лигулы: Такая интерпретация позволяет видеть в шишечной чешуе Araucaria bidwil-

lii эпиматий, редуцированный на абаксиальной стороне. Подобная асимметричная редукция внешнего покрова встречается и у цветковых. Нераскрывающиеся чешуи других араукарий функционально аналогичны плоду и морфологически напоминают односеменные крылатые плоды, как и купулы гентофитов.

Семяпочки хвойных двусторонне-симметричные, крассинуцеллярные, как правило, обращенные, но у Dacrydium в ходе онтогенеза поворачиваются и занимают псевдоортотропную позицию.

Аналогичный процесс мог дать ортотропные семяпочки тисовых. Проводящие пучки в общем случае не поднимаются выше халазы, но известны и васкуляризованные интегументы, в частности у Amentotaxus — с 8—14 проводящими пучками [Chen, Wang, 1985]. Нуцеллус большей частью соединен с интегументом, но у Stachyotaxus, Dacrydium, Saxegothea, Araucaria, Cunninghamia свободен до основания. Большие различия наблюдаются также в развитии мегаспоровой мембраны, которая может быть как очень тонкой, так и довольно толстой, причем последнее считают примитивным признаком, в, частности у подокарповых [Quinn, 1966]. Тетрада (или триада) мегаспор линейная, реже тетраэдральная, как у Thuja [Singh, Oberoi, 1962]. Во время опыления женский гаметофит обычно еще на нуклеарной стадии, образование архегониев происходит значительно позднее. В развитии зародыша клеткообразование начинается на разных стадиях, иногда после первого (Sequoia) или немногих делений зиготы. Ярусное расположение клеток предзародыша нередко сочетается с кливажной полиэмбрионией. Для разных семейств хвойных типичны две семядоли с двумя проводящими пучками каждая. Крупные семядоли вильчатые и, возможно, образовались слиянием двух простых. Вообще слияние — один из путей образования двусемядольного типа из многосемядольного (6—8), который считается исходным [Laubenfels, 1953]. У Agathis семядоли многонервные, напоминающие листья.

По способу опыления хвойные заметно отличаются от других голосеменных и приближаются к покрытосеменным. Это выражается в развитии протосифоногамии, а также в пространственном и временном разделении опыления и оплодотворения, которое наиболее выражено у тех хвойных, пыльца которых прорастает вне семяпочки. Такой способ опыления характерен для араукариевых, но встречается у подокарповых (Saxegothea), кипарисовых и сосновых (Tsuga). Причем у Agathis, по-видимому, нет специальной посадочной площадки для пыльцы — она прорастает на шишечной чешуе, и пыльцевые трубки, обладающие мощной эрозионной способностью, пробивают ось шишки и ткани чешуи [Eames, 1913], в то время как араукария более специализированна: пыльца по специальной борозде на брактее направляется к тонкой мелкозубчатой оторочке семенной чешуи, где и прорастает [Heins, Fiordi, 1984].

В целом этот способ опыления считают примитивным, развившимся параллельно стробилярности. Он сочетается со слабо развитым микропиле и выступающим нуцеллусом с папиллозной верхушкой (Saxegothea). Такие же "рыльцеподобные" верхушки нуцеллуса имеют некоторые палеозойские вальхии [Florin, 1938—1945], тогда как у других описаны более традиционные микропиле и пыльцевая камера [Mapes, Rothwell, 1984]. Впрочем, опыление хвойных, пыльца которых попадает на семяпочку, тоже не вполне обычно для голосеменных. Их микропиле имеют рыльцевые приспособления для удержания пыльцы (рис. 21). Так, микропиле лиственницы, одна из лопастей которого снабжена папиллами, описано как рыльцевое — Narbenmikropyle [Kügler, 1970]. Процесс опыления подробно исследован у Picea sitchensis [Owens, Blake, 1984]. Длинные папиллозные лопасти микропиле выделяют слизь, к которой прилипает пыльца. Примерно через неделю после этого верхушка нуцеллуса секретирует опылительную каплю, которая поднимается между лопастями микропиле, собирает с них пыльцу и втягивается внутрь, после чего микропи-

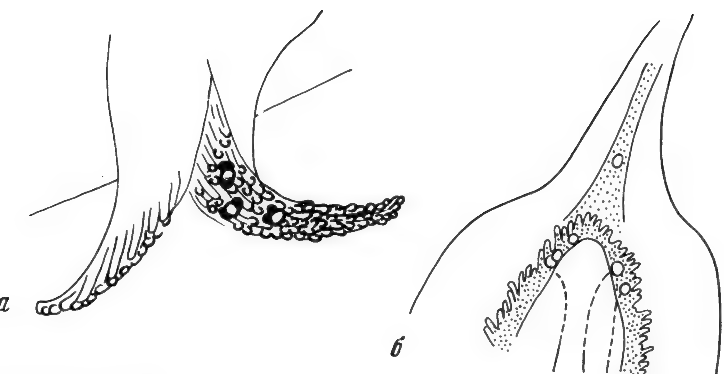


Рис. 21. Опыление у хвойных

а — микропиле Picea sitchensis с папиллозными лопастями, удерживающими пыльцу; *б* — шишечная чешуя Araucaria cunninghamii с желобком, по которому пыльца направляется к пленчатой кайме семенной чешуи, где и прорастает. Ход пыльцевой трубки под эпидермисом показан пунктиром [Owens, Blake, 1984; Haines et al., 1984]

лярный канал запечатывается выделениями секреторных клеток. Химически опылительная капля отличается от выделений клеток микропиле, которое выполняет двойную функцию — не только пыльцевхода, но и приспособления для удержания пыльцы. Две секреторные стадии различимы и в опылительном процессе цветковых. Другие сосновые следуют этой модели с теми или иными отклонениями. Например, у Abies развивается воронкообразный вырост интегумента вокруг микропиле [Konar, Oberoi, 1969]. У Pseudotsuga отмечено прорастание пыльцы в микропилярном канале [Allen, 1943].

В гаметогенезе и раннем эмбриогенезе хвойных сохранились черты, общие с саговниковыми и гинкговыми, предположительно примитивные. Это крупные амебоидные спермии, по-видимому обладающие ограниченной подвижностью (араукариевые), большое число свободноядерных делений в развитии женского гаметофита (до 6000 у кипариса), крупные архегонии (до 2 мм у Podocarpus), апикальная колонка мегагаметофита у подокарповых, тисовых и головчатотисовых, зародышевый колпачок у араукариевых. Они большей частью свойственны араукариевым, микрогаметофиты которых к тому же имеют наибольшее число проталлиальных клеток — до 40 (впрочем, примитивность этого признака спорна). Архаичной особенностью можно считать и опадение семян на ранней стадии развития зародыша, характерное для араукариевых и встречающееся у подокарповых. В то же время следует отметить некоторые тенденции, сближающие хвойных с покрытосеменными. Это редукция проталлиальных клеток мужского гаметофита, протосифоногамия, достижение пыльцевой трубкой зародышевого мешка, находящегося еще на свободноядерной стадии (Athrotaxis, Callitris, Widdringtonia, Torreya), функционирование обоих спермиев — регулярно у подокарповых и кипарисовых, эпизодически в других группах, причем у Agathis наблюдалось образование двух зигот в архегонии [Eames, 1913]; редукция архегониев, выражающаяся чаще всего в сокращении числа клеток шейки и недоразвитии вентральной канальцевой клетки (эфемерна у подокарповых и тисовых, выпадает у кипарисовых); ядерные слияния, предвосхищающие отдельные элементы двойного оплодотворения, например слияние ядра вентральной канальцевой клетки с яйцеклеткой, описанное у Keteleeria и Pseudotsuga [Konar, Oberoi, 1969]; сокращение числа свободноядерных делений в развитии зиготы вплоть до формирования клеточной стенки уже после первого деления у Sequoia; правильное ярусное расположение клеток предзародыша, несвойственное цикадофитам.

Образование апикальных архегониальных комплексов сближает хвойных с Ephedra. Архегониальные комплексы характерны для таксодиевых и кипарисовых, но встречаются и в других семействах. Наряду с апикальными они могут быть латеральными и реже халазальными (Athrotaxis, Biota, Cedrus, Tsuga). У Taxus наблюдается крайняя редукция архегония вплоть до функционирования архегониальной инициали непосредственно в качестве яйцеклетки [Георгиев, 1985].

Как уже было отмечено, ряд признаков противоречит предположению о близком родстве хвойных с палеозойскими вальхиевыми. Пока больше оснований считать стволовой группой хвойных семейство вольциевых, появившееся в пермском периоде и достигшее наибольшего разнообразия в триасе. Пермская Pseudovoltzia имела гетероморфные — плоские и чешуйчатые — листья. Брактеи семенной шишки невильчатые, пазушный овулифор (семенная чешуя) листовидный, в основании сросшийся с брактеей, пятилопастный, с тремя сидячими обращенными семяпочками, которые снабжаются инвертированными проводящими пучками [Schweitzer, 1963]. Таким образом, уже здесь наблюдается значительная интеграция элементов сложной шишечной чешуи, которая, по Флорину, характерна для филогенетически молодых хвойных. У другого пермского рода — Ulmannia чешуи односеменные.

Среди триасовых вольциевых преобладает лопастный тип семенной чешуи с висячими семяпочками, тогда как брактея может быть сильно редуцирована (Swedenborgia) или, наоборот, разрастается, превращаясь в крылатку (Cycadocarpidium). В конце триаса — начале юры появляются формы, связывающие вольциевых с сосновыми (Schizolepis, Borysthenia), таксодиевыми (Elatides) и подокарповыми (Doliostrobus, Metaia и др.) [см.: Townrow, 1967]. Идея Р. Флорина о раннем разделении хвойных на северную и южную ветви не находит подтверждения, поскольку в мезозое те и другие росли бок о бок [Красилов, 1967].

Не раз предпринимались попытки разделения хвойных на два порядка (Pinales, Taxales) и более (Araucariales, Podocarpales, Pinales, Cupressales, Taxales) [Красилов, 1971]. В качестве дифференцирующих привлекались такие несомненно адаптивные признаки, как стробилярность, образование эпиматия и производных от него структур. В адаптивном плане хвойных можно подразделить на две группы: в одной (таксодиевые, сосновые, частично кипарисовые) распространение осуществляется в основном семенами (впрочем, крыло семени отделяется от чешуи), в другой (вольциевые, араукариевые, подокарповые, головчатотисовые, тисовые, частью кипарисовые) эту функцию берут на себя семенная чешуя, преобразованная в летучку, эпиматий или ариллус, нередко в комплексе с брактеей, а также вся шишка (шишкоягода). Второй способ распространения нечетко коррелирует с зоохорией и прорастанием пыльцы вне семяпочки (тоже с исключениями). Зоохория могла получить распространение не ранее чем в юрском периоде: и действительно, разделение исходной уже достаточно гетерогенной группы вольциевых на две адаптивные линии, с открытыми и сомкнутыми или ариллоидными чешуями, произошло в течение юрского периода, когда существовали уже все современные семейства, кроме кипарисовых, появившихся в мелу (более ранние находки Araucarioxylon, Podocarpoxylon и Cupressinoxylon непоказательны, так как это анатомические типы древесины, встречающиеся не только среди хвойных). Юрские подокарпоидные и таксоидные формы [Harris, 1979] — это, по-видимому, несколько параллельных адаптивных линий, причем тогда же аналогичная тенденция к дестробиляции и развитию крупных семян с сочным покровом наметилась у гинкговых. Разумеется, зоохория могла впоследствии утрачивать значение в связи с вымиранием зоологических агентов и приспособления к ней приобретали другой смысл.

PROANGIOSPERMIDAE

Название Pro(to)angiospermae использовалось А. Галлиром, Н. Арбером [Arber, Parkin, 1907] и другим исследователями в нетаксономическом смысле для обозначения гипотетических предков покрытосеменных. В моей работе [Krassilov,1975] оно выступает как неформальное для Caytoniales, Czekanowskiales и Dirhopalostachys — растений с ангиоспермоидным строением семенных органов, однако Г.-Й. Швейцер, прибавивший к ним Irania, рассматривал Proangiospermae как таксон [Schweitzer, 1977]. В любом случае проангиоспермы — не филогенетическая ветвь, а эволюционный уровень, достигнутый независимо несколькими филогенетическими линиями. Гнетовые могут называться проангиоспермами с неменьшим основанием, чем кейтониевые. Беннетитовые, хотя и рассматривались мною как возможные предки цветковых, не были первоначально включены в группу проангиоспермов, однако обнаруженные у них новые ангиоспермоидные признаки и открытие Baisia позволяют сейчас причислять их к этой группе. Название Hemiangiospermae, иногда применяемое к беннетитам и другим ангиоспермоидным растениям с "несомкнутой карпелью", вполне подходит и для многих антофитов, пестики которых частично открыты.

В принятой здесь трактовке проангиоспермы — это растения, занимающие промежуточное положение между голосеменными и покрытосеменными по организации антостробила или предцветка, строению овулифоров, представляющих собой сомкнутые вместилища семяпочек и развивающихся в плодоподобные диаспоры.

BENETTITALES

Беннетитовые сыграли важную роль в филогенетике цветковых. Им мы обязаны одной из наиболее популярных моделей примитивного цветка, приведшей к ревизии классификационной системы А. Энглера.

Беннетитовые были доминирующей группой с позднего триаса по середину мелового периода и, подобно динозаврам, исчезли вблизи границы мела и палеогена. Их остатки долгое время относили к саговниковым (цикадовым), отчего и возникло представление о мезозое как "эре цикадовых". В 1822 г., когда У. Уильямсон шестилетним мальчиком начал собирать цветки беннетитовых, позднее названные его именем, только подобные ему дилетанты могли предположить связь между этими цветками и листьями "цикадовых" типа Zamites; авторитетные ботаники решительно отвергали подобную возможность [Harris, 1973].

Среди беннетитовых различают лептокаульную и пахикаульную формы роста. В связи с дискуссиями о филогенетическом статусе пахикаульных цветковых (первичны, по теории Корнера) важно отметить, что лептокаульные беннетитовые древнее пахикаульных. К первым безусловно относится рэт-лейасовая Wielandiella, чья жизненная форма относительно хорошо изучена. А. Натгорст [Nathorst, 1902] описал симподиально ветвящиеся побеги толщиной 0,5—1 см с цветками в развилках осей. Иначе говоря, цветки завершали короткие оси дихазия, а боковые ветви развивались вблизи основания цветочной почки. Один из изображенных Натгорстом экземпляров (Nathorst, 1902, табл. 2, фиг. 5) показывает, что эти дихазиальные системы побегов были боковыми на стебле толщиной около 2 см.

Растения с цветками типа Williamsonia и Williamsoniella тоже имели симподиально ветвящиеся побеги, но стволы их (Bucklandia) гораздо толще и, по мнению Т. Гарриса, могли достигать размеров высокого дерева. Хотя известны стебли Bucklandia gigas, покрытые арматурой из неопадающих черешков, в большинстве случаев на отпечатках коры видны листовые рубцы (разных размеров). У многих листьев вздутые основания черешков с четкой линией

отрыва. Эта особенность описана Гаррисом у Ptilophyllum pecten [Harris, 1969, с. 66] и очень характерна для беннетитовых из верхней юры Каратау. Такие листья, очевидно, не оставляли черешков на стебле. Их исключительное обилие в захоронениях позволяет предположить сезонный листопад, как у саговниковых в сухих саваннах. В то же время необходимо отметить, что остатки беннетитовых чрезвычайно обильны в прибрежных отложениях. Особенно примечательны их скопления в карбонатных, нередко загипсованных осадках лагун и крупных соленых озер, возможно свидетельствующие о мангровой жизненной форме. Отдельные виды были углеобразователями и, вне сомнения, росли на пресноводных болотах. Третьим предполагаемым типом местообитаний могли быть обширные кустарниковые заросли, где беннетитовые соседствовали с чешуелистными хвойными и гнетовыми [Красилов, 1972б].

Стебли Bucklandia эустелические, первичная древесина эндархная, протоксилема из спирально утолщенных трахеид. Вторичная древесина маноксильная, более компактная, чем у саговниковых, из лестничных и точечных трахеид с округлыми и гексагональными многрядными окаймленными порами [Nishida, 1969], лучи однорядные и двухрядные, изредка трехрядные, 4—35 клеток высотой. В сердцевине развиты секреторные каналы с эпителием. Листовые следы не обвивают стебель (в отличие от саговниковых). Относительно числа проводящих пучков в основании листа имеются противоречивые сведения. М. Нисида указывает десять пучков, расположенных кольцом [Nishida, 1974].

Пахикаульная форма хорошо изучена благодаря многочисленным находкам окаменелых стеблей, главным образом Cycadeoidea. Это короткие клубневидные или цилиндрические стволики длиной от нескольких сантиметров до 3—4 м. Иногда сохраняются группы из нескольких тесно прижатых друг к другу стволиков, очевидно развившихся из подземных почек у основания одного из них. Выше по стволу, покрытому остающимися черешками листьев, все пазушные почки цветочные. Их может быть несколько сотен. Существует предположение, что цикадеоидея цвела один раз и после этого отмирала. Если стебли были частично подземными, как у саговниковых, то по крайней мере нижние цветочные почки должны были развиваться под землей. Я полагаю, что цикадеоидеи (или некоторые из них) могли быть геофитами. Поверхность стебля покрыта войлочной массой пластинчатых чешуек (папоротниковый признак) или волосков.

Анатомически стебли цикадеоидей аналогичны Bucklandia, но лестничные трахеиды преобладают над окаймленнопоровыми. Листовые следы V-образные, расщепляющиеся в основании листа на коллатеральные пучки.

Листья в основном двух типов — простые, цельные (Taeniopteris) или сегментированные, и сложноперистые с языковидными или линейными перьями (Otozamites, Ptilophyllum, Zamites и другие типы), пластинка которых может быть наклонена к плоскости всего листа, как жалюзи, а основание частично охватывает рахис. Такие листья похожи на пальмовые. Жилкование от субпараллельного до веерообразного у редких форм с перьями, напоминающими лист гинкго (Eoginkgoites), открытое, реже сетчатое (Dictyozamites). В строении эпидермиса наиболее примечательны извилистые, складчатые, нередко фестончатые (т.е. с перетянутыми у основания, дистально расширенными, почти соприкасающимися складками) антиклинальные стенки клеток и так называемые синдетохейльные устьица. Это название было первоначально введено Р. Флорином для устьичных аппаратов беннетитовых, позднее применялось также к устьицам других семенных растений. Синдетохейльный аппарат имеет две более или менее специализированные побочные клетки, кутинизированные сильнее обычных покровных. Р. Флорин предполагал, что подобные устьичные аппараты развиваются по мезогенному типу, т.е. замыкающие и побочные

клетки образуются из одной устьичной инициали. Мезогенные устьица характерны для многих цветковых и гораздо реже встречаются у голосеменных.

Известно, однако, что морфологически однотипные синдетохейльные (в стоматографии цветковых их чаще называют парацитными) устьица могут развиваться как мезогенно, так и по перигенному или мезоперигенному типу (побочные или одна из них образуются из клеток, окружающих устьичную инициаль). Выяснить, как обстояло дело у вымерших беннетитовых, можно было лишь с помощью изредка встречающихся недоразвитых устьиц. Я описал на листе Nilssoniopteris два зачаточных устьица, на которых видны четыре еще очень узкие клетки — две замыкающие и две побочные, — несомненно возникшие из одной инициали [Krassilov, 1978, 1984]. Таким образом, развитие устьичного аппарата действительно шло по мезогенному типу. Синдетохейльные устьица — основной признак, по которому палеоботаники практически отличают листья беннетитовых от похожих на них листьев нильссониевых и других цикадофитов. Поэтому мнение о постоянстве строения устьичных аппаратов в этой группе растений может оказаться логической ошибкой. Тем не менее связь с цветками Wielandiella, Williamsonia и Williamsoniella довольно надежно установлена для листовых форм Anomozamites, Taeniopteris, Zamites, Otozamites и Pterophyllum с неизменно синдетохейльными устьицами. Листья многих беннетитовых обильно опушены. Им свойственны многоклеточные пучковатые и звездчатые волоски, не встречающиеся в других группах голосеменных, но обычные у цветковых.

Еще некоторые небезынтересные анатомические особенности были обнаружены при изучении Otozamites lacustris из нижненго мела Монголии [Krassilov, 1982b]. У этого вида с мелкими очень толстыми перышками необычайно мощно развита губчатая ткань с крупными межклетниками, напоминающая аэренхиму водных растений. В средней жилке обнаружены длинные трахеиды, своеобразно сочетающие спиральные и спирально-сетчатые утолщения с точечными порами. Наряду с ними встречаются короткие элементы, описанные мною как членики сосудов. Они имеют простую или лестничную перфорационную пластинку, которая может быть развита только на одном конце.

Репродуктивные органы — предцветки развивались на верхушках главных осей симподиально ветвящихся побегов или (у пахикаульных форм) на стволе в пазухах листьев. В этом случае снабжавшие их проводящие пучки ответвлялись от двух и более листовых следов [Delevoryas, 1968].

Среди древнейших беннетитовых из кейпера (Bennetticarpus wettsteinii, Westerheimia) и рэта (Wielandiella) преобладают диклинные формы, хотя кейперская Sturiella — собрание очень мелких предцветков на тонких цветоножках — могла быть моноклинной [Kräusel, 1948]. Эти репродуктивные структуры разнообразнее, чем более поздние юрские, которые, однако, гораздо лучше изучены. У юрской Williamsoniella коническое цветоложе имело апикальный вырост, утолщенный на конце частично за счет сросшихся с ним рудиментов чешуй или микроспорофиллов и называемый короной. Сильно развитая корона придавала цветоложу почти гантелевидную форму. В основании располагались короткие опушенные брактеи, над ними — мутовка пластинчатых спорангиофоров (микроспорофиллов), которые в бутоне смыкались над гинецеем, но в раскрытом цветке полностью разделялись. Гинецей состоит из множества ортотропных семяпочек на ножке и межсеменных чешуй, чьи апофизы образуют почти сплошной панцирь, над которым выступают микропилярные трубки (рис. 22).

Лучше уяснить природу короны нам поможет нераскрывшийся цветок, найденный мною в средней юре Каменки на северо-западной окраине Донецкого бассейна. Здесь так называемая корона настолько массивна, что

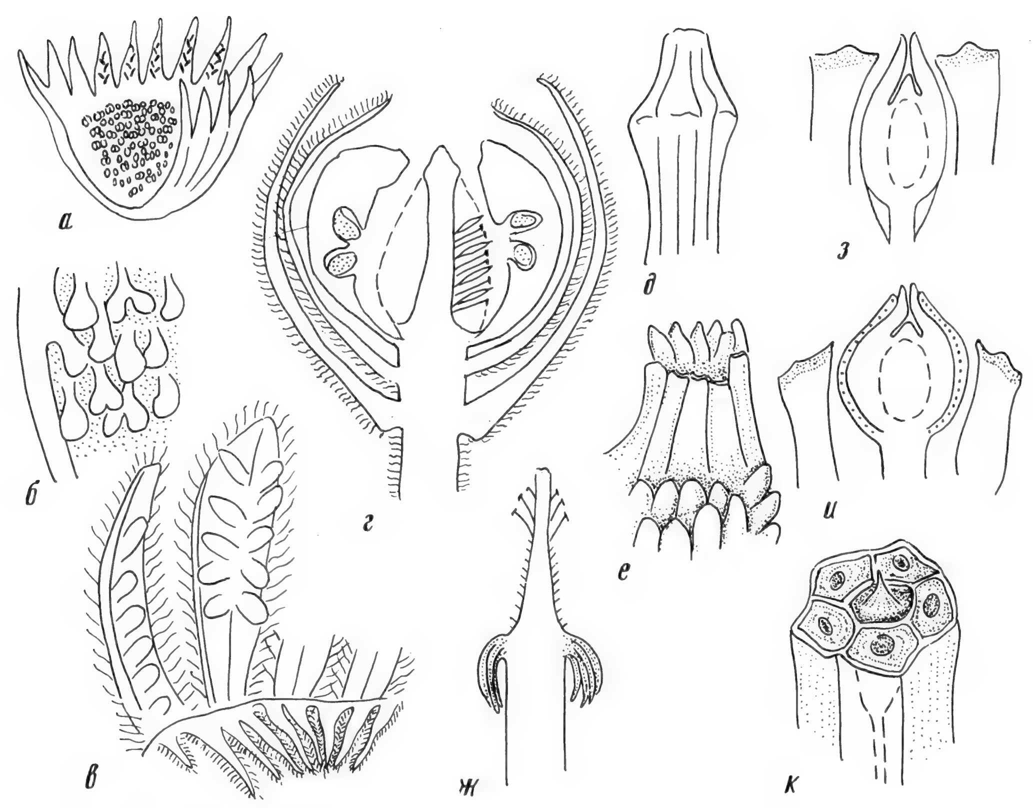


Рис. 22. Предцветки беннетитовых

а — Weltrichia, пыльцевой предцветок с нектарными железками в чашевидной части и пыльцевыми синангиями на свободных лучах; *б* — железки; *в* — синангиофоры и отростки, нависающие над чашей с нектаром; *г* — Williamsoniella, моноклинный предцветок; *д, е* — короны Williamsoniella и Williamsonia; *ж* — цветоложе Williamsonia leckenbii с отвисающими проксимальными межсеменными чешуями — "палисадным кольцом" [Harris, 1969]; *з, и* — семяпочки Cycadeoidea и Vardekloeftia, последняя двупокровная, купула отмечена точками [Harris, 1935]; *к* — реконструкция семяпочки в окружении межсеменных чешуй, вероятно, сраставшихся в купулу

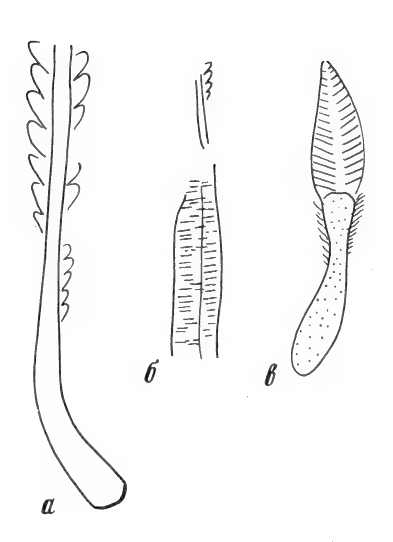
по объему почти не уступает нижней части цветоложа, которое, таким образом, имеет гантелевидную форму и, в сущности, представляет собой два последовательных флоральных узла, разделенных перемычкой. К нижнему узлу прикреплялись брактеи с волосками (от которых сохранились пустоты в породе в виде множества дырочек) и пластинчатые спорангиофоры, которые черепитчато перекрывались и, по-видимому, смыкались над короной, но верхушка плохо сохранилась. На самой короне видны черепитчато налегающие друг на друга короткие спорангиофоры с синангиями.

Этот экземпляр отличается от всех описанных до настоящего времени более полным развитием второго флорального узла, который обычно редуцирован и образует более или менее заметную корону. Остальные признаки у цветков, описываемых под разными названиями, тоже варьируют в довольно узких пределах, что позволяет охарактеризовать их совместно.

Цветоложе. Строение цветоложа у всех беннетитовых сходно, различается лишь развитием центрального выроста стерильной ткани и соответственно короны. У Williamsoniella, как мы видели, она может достигать значительных размеров, придавая цветоложу гантелевидную форму. У Cycadeoidea marchiana

Рис. 23. Утолщенные черешки и филлодийные брактеи беннетитовых

а — лист Ptilophyllum; *б*, *в* — брактеи Cycadolepis с миниатюрными листовыми пластинками [Harris, 1969; Krassilov, 1982]



и C. colossalis корона покрыта "щеткой" из длинных стерильных чешуй. В диклинных семенных предцветках Williamsonia gigas короне соответствует небольшой столбик с оторочкой, но у W. leckenbyi она воронковидная, с рудиментами межсеменных чешуй [Harris, 1969]. У некоторых индийских видов этого рода короны, по-видимому, нет [Sharma, 1975], как и у большинства Bennetticarpus. По мнению Т. Гарриса, цветоложа беннетитовых были сочными и поедались вместе с семенами. Это предположение хорошо согласуется с большим числом мелких семян и их очень редкой встречаемостью в захоронениях.

Околоцветник. Брактеи в основании цветоложа были опадающими или остающимися. Они полностью прикрывали гинецей на ранних стадиях развития, а у некоторых "клейстокарпных" видов и в зрелом состоянии [Gupta, 1958]. У Williamsonia gigas зрелый гинецей выступал из околоцветника, в котором обнаруживается дифференциация внешних и внутренних брактей: в то время как более толстые внешние брактеи с многочисленными устьицами были, вероятно, зелеными (обилие устьиц обычно сочетается с развитием хлорофиллоносной ткани), внутренние почти без устьиц могли иметь иную окраску [Harris, 1973]. Брактеи, как правило, опушены.

Характерная особенность цветочных брактей беннетитовых состоит в том, что их апексы иногда развиваются в миниатюрную простую или перистую пластинку, похожую на обычный лист. Такие аномальные брактеи описаны из рэт-лейаса Швеции (Nathorst, 1902, табл. I), средней юры Йоркшира [Harris, 1969, с. 105] и других мест. В нижнем мелу Монголии, например, встречаются брактеи с миниатюрной пластинкой типа Nilssoniopteris [Krassilov, 1982b]. В то же время черешки листьев нередко вздуты, утолщены и похожи на чешуи. Эти наблюдения показывают, что брактеи имеют филлоидное происхождение и соответствуют черешкам обычных листьев (рис. 23). Еще О. Линье, один из первых исследователей цветка беннетитовых, указывал на подобную возможность.

Андроцей. Спорангиофоры соответствуют не полностью развернутым перистым листьям. У Williamsoniella микроспорофилл согнут, а у Cycadeoidea улиткообразно свернут (напомню, что сложение обычных листьев у этого рода тоже циркинатное), перья же во всех случаях сложены кондупликатно. В таком состоянии микроспорофиллы могут срастаться проксимально, образуя чашу с зубчатым краем, как у пыльцевых предцветков Weltrichia. У Cycadeoidea они выглядят как дольки апельсина, причем завернутые верхушки в ходе развития как будто срастаются с боковыми перьями [Crepet, 1974]. Мне, впрочем, подобное постгенитальное срастание представляется маловероятным. Перья редуцированы в различной степени. Они могут выглядеть как короткие выросты внутренней стенки. У некоторых Weltrichia — очевидно, крайних членов редукционной серии — синангии развиваются непосредственно на внутренней стенке. Проксимальные перья нередко стерильны ("тонкие внутренние чешуи" у Weltrichia) или несут железки вместо синангиев. Они покрыты ворсистыми щетинками или волосками. Спорангии собраны в двустворчатые си-

нангии, перегородки между ними в отдельных случаях редуцированы. Пыльцевые зерна относительно крупные, однобороздные, инфраструктура на немногих опубликованных микрографиях срезов не очень ясна [Taylor, 1973], возможно, зернистая.

Нектарники. А. Натгорст и Т. Гаррис отмечают, что у Weltrichia на проксимальных сросшихся частях микроспорофиллов вместо синангиев развивались "смолоносные мешочки", интерпретируемые как нектарники [Harris, 1969]. Нижние перышки микроспорофиллов Williamsoniella в ряде случаев также, по-видимому, стерильные и железистые.

Гинецей. Строение гинецея наиболее однообразно. Овулифоры окружены различным числом межсеменных чешуй, щитковидные апофизы которых более или менее плотно прилегают друг к другу. Показано, что уже на довольно ранней стадии развития гинецея формируются сильно кутинизированные апофизы чешуй и выступающие между ними микропилярные трубки. Впоследствии чешуи и ножки овулифоров удлиняются интеркалярно [Harris, 1969]. В виде редкой аномалии отмечается вильчатое ветвление овулифора [Seward, 1917]. У некоторых видов микропилярные трубки не выступали над панцирем межсеменных чешуй ни на ювенильной, ни на зрелой стадии.

Еще Г. Солмс-Лаубах интерпретировал семяпочки на ножке как примитивные фертильные чешуи ("мегаспорофиллы") радиального строения, тогда как стерильные межсеменные чешуи или гомологичны фертильным, или имеют листовую природу [Worsdell, 1900b]. Большинство исследователей, включая Сьюорда и Т. Гарриса, поддерживали гомологизацию фертильных и стерильных чешуй, несмотря на существенные анатомические различия между ними. В овулифор входит один концентрический проводящий пучок, достигающий основания нуцеллуса. В редких случаях отмечается незначительное расщепление пучка в халазе [Seward, 1917, с. 393] или в нуцеллусе [Sharma, 1970]. В крупных периферических межсеменных чешуях насчитывается до шести проводящих пучков. Б. Шарма также отмечает анатомическое несоответствие овулифоров и чешуй [Sharma, 1970]. Таким образом, кажется более вероятным, что межсеменные чешуи представляют собой первично стерильные филломные органы, развивавшиеся в апикальной зоне вперемежку с овулифорами, как у Ginkgo, где также наблюдается некоторое уподобление листьев овулифорам (см. выше).

Семяпочки и семена. У большинства беннетитовых строение семяпочек довольно однообразно. Они радиально-симметричные, многогранные, незначительно уплощенные, однопокровные, с ребрами (до девяти) на интегументе, который кутинизирован преимущественно в области микропиле. Нуцеллус свободен до основания (у некоторых Cycadeoidea лишь в верхней трети), покрыт относительно толстой кутикулой. Мегаспоровая мембрана, очевидно, не кутинизирована. У Cycadeoidea наблюдается разрастание ножки вокруг халазы — зачаточный ариллус, может быть, в виде волосков [Seward, 1917]. Williamsonia sewardiana из нижнего мела Индии, по реконструкции Б.Д. Шармы [Sharma, 1975], имеет "внешний интегумент" из одного слоя клеток, развивающийся как вырост семяножки и выше основания нуцеллуса срастающийся с внутренним интегументом. Этот, по-видимому, ариллоидный покров затем прослеживается вплоть до микропиле. Семяпочки Bennetticarpus crossospermus и Vardekloeftia sulcata двупокровные, причем у первого вида сильно кутинизированный внешний покров (купула) образует как бы воротничок у основания микропилярной трубки, а у второго целиком заключает семяпочку, слегка не достигая микропиле [Harris, 1932]. Происхождение второго покрова у этих видов представляет большой интерес. Поскольку они принадлежат к наиболее специализированным (Vardekloeftia характеризуется еще значительным сокращением числа

семяпочек, которых может быть всего две), то сохранение у них купул как первичного признака, утраченного другими видами, представляется маловероятным. Более правдоподобно образование купулы срастанием межсеменных чешуй, тем более что верхушка ее весьма похожа на апофиз последних (Т. Гаррис, отмечая это обстоятельство, видит в нем подтверждение гомологии овулифоров и межсеменных чешуй).

Опыление, эмбриогенез и диссеминация. Разграничение моноклинных и диклинных предцветков беннетитовых не всегда достоверно, так как, по мнению А. Натгорста и других исследователей, им была свойственна протандрия — рассеивание пыльцы и опадение микроспорофиллов могло происходить до развития гинецея. Некоторые цветки Cycadeoidea, описанные как "женские", могли на самом деле быть моноклинными с опавшими микроспорофиллами. Семенные цветки Wielandiella и нескольких видов Williamsonia имеют у основания завязи так называемое палисадное кольцо из сросшихся и отогнутых книзу межсеменных чешуй. В пыльцевых цветках Weltrichia рудиментов гинецея не обнаружено. В этой связи следует отметить, что рудиментарные семяпочки в пыльцевых цветках гнетовых функционируют как нектарники. У беннетитовых были нектарники другого происхождения, гомологичные пыльникам. Они, следовательно, не нуждались в семяпочковом нектарнике для привлечения насекомых.

О насекомоопылении наряду с железками свидетельствует отмеченная выше дифференциация околоцветника. Вместе с тем существует мнение, что по крайней мере некоторые моноклинные и даже семенные цветки не раскрывались, что, естественно, заставляет говорить об автогамии или апомиксисе. О. Линье видел подтверждение партеногенетического развития семян цикадеоидеи в том, что каналы их микропилярных трубок запечатывались независимо от проникновения пыльцевых зерен в пыльцевую камеру, которая к тому же не была отчетливо выражена [Seward, 1917]. Популярная реконструкция цветка цикадеоидеи с распростертыми перистыми микроспорофиллами была подвергнута сомнению Т. Делевориасом и его коллегами, считающими, что боковые перья этих органов срастались с загнутым рахисом и, следовательно, не могли раскрываться. Хотя такого рода позднее срастание необычно и с точки зрения морфологии маловероятно, массивная куполовидная структура, образуемая микроспорофиллами C. colossalis и других видов, действительно должна была механически препятствовать их расхождению. Не исключено, что цветки все же раскрывались до опадения андроцея при воздействиях особого рода. Пахикаульные беннетитовые, вероятно, росли на сухих открытых местах, напоминающих саванну [Harris, 1973], их цветки могли раскрываться в результате пожара, как это происходит у современных пирофитов.

Женский гаметофит в своем развитии проходил свободноядерную стадию [Crepet, Delevoryas, 1972]. Два (?) архегония дифференцировались на микропилярном конце. У немногих видов цикадеоидей описаны семена с зародышем [Seward, 1917]. В них не обнаружено никаких признаков эндосперма. Остатки нуцеллярного эпидермиса непосредственно примыкают к зародышу или отделены от него узким просветом. В зародыше уже различимы конический корешок, короткий гипокотиль, две крупные семядоли с проводящими пучками и верхушка эпикотиля.

Обилие очень мелких семян на мясистом цветоложе согласуется, как я уже отмечал, с предположением об эндозоохории. В то же время ворсистые щетинки на защитных органах позволяют предположить, что "клейстокарпные" семенные структуры могли распространяться экзозоохорно. В верхней юре Каратау, где остатки беннетитовых исключительно обильны, часто встречаются семена Problematospermum с хохолком, напоминающие семянку оду-

ванчика. По строению внешней и внутренних кутикул их можно с известной долей уверенности отнести к беннетитовым [Krassilov, 1973b]. Другого типа хохолок из субхалазальных волосков имели семена Typhaera из нижнего мела Монголии [Krassilov, 1982b], также по-видимому, принадлежащие этой группе.

BAISIA

Из нижнего мела Забайкалья описаны купулы с остающимся рецептакулом ("цветоложем"), напоминающие опушенную семянку осоковых [Krassilov, Bugdaeva, 1982]. Рецептакул толщиной 1 мм, в плане округло-треугольный с центральным рубцом, покрыт спирально расположенными рудиментарными брактеями в виде коротких пластинчатых выростов и развивающимися в положении брактей пучками длинных одноклеточных волосков. Купула узкоовальной или колбовидной формы, длиной 4—5 мм, судя по отпечатку, мягкая, с отчетливым апикальным утолщением — короной, покрытой округлыми ямками — основаниями волосков. На поверхности видны при небольшом увеличении ряды крупных таблитчатых клеток. Внешняя поверхность почти не кутинизирована (рис. 24).

В купуле различимы наружный волокнистый слой, каменистый слой из крупных пористых клеток и тонкая внутренняя кутикула из тонкостенных таблитчатых клеток с центральной папиллой, выстилающая гнездо.

Семяпочка ортотропная, сидячая, не заполняющая гнездо. Микропиле короткое, не выступающее. Интегумент довольно тонкий, с прочной наружной и тонкой внутренней кутикулой. Нуцеллус свободен до основания, с небольшим халазальным выступом. Пыльцевая камера, очевидно, слабо кутинизирована и обычно не сохраняется. Однако в единичных случаях на верхушке нуцеллуса обнаружены скопления пыльцы. Мегаспоровая мембрана не развита.

Пыльца на нуцеллусе безмешковая, однобороздная, с альвеолярной инфраструктурой нескульпитрованной экзины.

Рецептакул байсии имеет определенное сходство с цветоложем беннетитовых, обычно несущим опушенные брактеи, причем апикальные волоски могут быть довольно длинными. В данном случае пластинка брактеи редуцирована, а волоски значительно удлинены. Купула сопоставима с Vardekloeftia (см. выше), у которой число овулифоров может быть редуцировано до двух. Еще один эволюционный шаг в том же направлении — и единственная купула займет апикальное положение, как у байсии. Корона на верхушке купулы указывает на возможность участия в ее формировании флоральной оси, замещенной семяпочкой. Хотя по характеру опыления байсия относится к голосеменным (пыльца попадала на нуцеллус), опушенная корона представляет собой структуру, которая потенциально могла дать начало рыльцу.

Обилие "семянок" Baisia в озерных отложениях свидетельствует о том, что она могла быть водным или околоводным растением. Вегетатив-

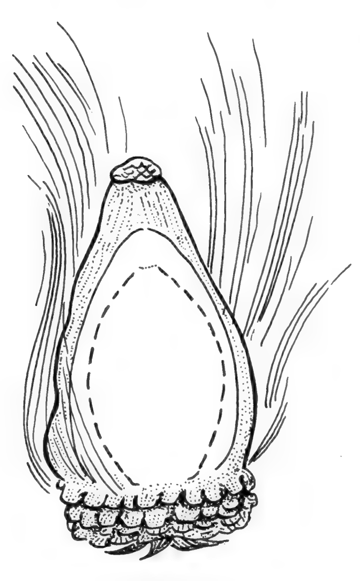


Рис. 24. Baisia, семянкоподобная купула с остающимся при диаспоре рецептакулом, покрытым короткими выростами, несущими пучки волосков, с брактеями при основании и апикальной короной; пунктиром показана семяпочка

ные органы достоверно не известны, однако вместе с купулами найдены остатки стеблей с линейными параллельно-нервными листьями. Их кутикула очень тонкая и не выдерживает мацерации, однако на просветленных препаратах листовой пластинки видны короткие поперечные жилки, как у однодольных.

GNETALES

Существует тенденция относить три современных рода гнетовых, Gnetum, Ephedra и Welwitschia, к отдельным порядкам, тем самым повышая ранг этой группы до надпорядка или класса. Однако, как будет показано ниже, по большинству решающих признаков один из трех родов, как правило, промежуточен между двумя другими. Поэтому таксономическая дистанция между ними представляется преувеличенной, хотя и не исключено, что они принадлежат давно разошедшимся эволюционным линиям внутри группы.

До недавнего времени история гнетовых была неизучена. Сейчас выясняется, что в прошлом они были не так уж редки и, может быть, даже принадлежали к числу экологических доминантов. Однако открытие ископаемых гнетовых произошло в течение двух-трех последних лет, их статус еще не вполне определился. Поэтому целесообразно рассмотреть их отдельно от современных.

Gnetum

Большинство видов Gnetum — лианы, но G. gnemon — небольшое дерево, а G. trinerve — паразитический вид, едва ли не единственный в порядке [Maheshwari, Vasil, 1961]. Стебли с осевыми и кортикальными пучками, вторичные ткани в виде одного или серии колец [Pearson, 1929]. В узле половина осевых пучков отделяет листовые следы, которые проходят два междоузлия и анастомозируют со следами следующей пары листьев. Каждый лист снабжается 3—5 следами, пазушная ветвь — вдвое большим числом следов, ответвляющихся от листовых и соединенных нисходящим пучком.

Трахеиды первичной ксилемы спиральные, кольчатые и сетчатые, с точечными порами между утолщениями, частью с концевыми перфорациями (ср. у беннетитов), вторичной — с одно-двухрядными окаймленными порами. Сосуды с наклонными перфорационными пластинками разных типов, от лестничных до многопоровых и простопоровых, причем между этими формами наблюдаются переходы. А.Ф. Мухаммад и Р. Саттлер, детально изучившие строение сосудов Gnetum в СЭМ и ТЭМ, решительно отвергли ходячее представление о их негомологичности сосудам цветковых, как якобы развившихся на базе окаймленнопоровой, а не лестничной структуры. Подобно сосудам, ситовидные трубки имеют наклонные концевые стенки со сложными ситовидными пластинками, концевые ситовидные поля как на радиальных стенках. Альбуминовые клетки в ряде случаев сходны с клетками-спутниками флоэмы покрытосеменных [Pearson, 1929]. Ветвление пазушное, побеги двух типов — длинные и укороченные. На последних у лиан до 10 пар листьев, перисто расправленных в одной плоскости. Листья на длинных побегах и в основании брахибластов чешуевидные.

Листья черешковые или сидячие, у основания срастающиеся между собой и со стеблем. Жилкование, как у цветковых, перистое или тройчато-пальчатое с краевой жилкой и сетчатым жилкованием высших порядков. Свободные окончания мелких жилок обычны у одних видов и редки у других. Мелкие жилки в ряде случаев имеют обкладку. От пяти до одиннадцати проводящих пучков входят в лист и, не соединяясь, продолжаются в виде средней жилки. Они последовательно отгибаются под острым углом и ветвятся, образуя боковые жилки [Rodin, 1966]. Характерны звездчатые

склереиды, достигающие исключительно крупных размеров — до 3—4 мм. Смоляные ходы сосредоточены в районе средней жилки. Устьица парацитные, по одним описаниям — мезогенные, по другим — перигенные [Maheshwari, Vasil, 1961] (вероятно, могут быть обоих типов).

Репродуктивные органы имеют вид метельчатых "соцветий", одиночных или собранных пучками, пазушных, терминальных, иногда развивающихся на стебле, состоящих из колосовидных стробилов (антостробилов) с осью неограниченного роста, хотя она может оканчиваться псевдотерминальным овулифором. Проводящая система оси из коллатеральных центральных и концентрических кортикальных пучков. Стробилы моноклинные, функционально диклинные, с декуссатными брактеями, в основании свободными, выше сросшимися в воротнички, на ранних стадиях компактные, по мере удлинения оси все более рыхлые. В функционально пыльцевом стробиле каждый узел над воротничком содержит несколько мутовок спорангиофоров и над ними одну мутовку овулифоров, часто недоразвитых. Те и другие окружены волосками. Спорангиофор в купуловидном "околоцветнике", состоит из ножки, удлиняющейся интеркалярно после развития апикального пыльника из 1—4 спорангиев и выводящей его из купулы. Встречаются купулы с двумя спорангиофорами. Спорангии вскрываются продольной щелью по двум рядам специализированных клеток.

Пыльцевые зерна, по Л.И. Орел и Л.А. Куприяновой [1986], сферические с дистальной лептомой неправильной формы, без трифины, скульптура экзины бугорчато-шиповатая, неравномерная, инфраструктура зернистая или зернисто-столбчатая (описана как состоящая из шаровидных и шаровидно-цилиндрических бакул), нэкзина из двух ламелл с гранулами (опорный слой?) и пачки ламелл (эндэкзина?).

В семенном стробиле над каждым воротничком образуется мутовка овулифоров. В основании стробила они иногда замещены спорангиофорами. Овулифоры развиваются из пазушной меристемы [Maheshwari, Vasil, 1961] или на абаксиальной стороне воротничка и лишь позднее смещаются в пазушное положение [Sanwall, 1962]. Они снабжаются проводящими пучками, отходящими от следов воротничка и дополнительно от осевых.

Развитие семяпочек подробно описано у Gnetum gnemon [Takaso, Bouman, 1986]. Они закладываются на кольцевом меристематическом валике в пазухе воротничка, вначале латерально уплощены, впоследствии радиально-симметричные. Три покрова развиваются в акропетальной последовательности, внутренний и средний из дермальных, внешний из дермальных и субдермальных клеток. Внутренний покров закладывается в виде кольцевого валика, дистально лопастный (лопасти опадают вскоре после опыления). Примордии среднего и внешнего покровов — в виде декуссатно расположенных бугорков. Лопасти внешнего покрова срастаются, оставляя щелевидное отверстие — признак сросшихся в основании брактей. Изредка внешний покров ("околоцветник") содержит две семяпочки или даже целый стробил [Keng, 1965]. Между ним и средним покровом могут развиваться пыльцевые органы и волоски [Maheshwari, Vasil, 1961]. В недоразвитых семяпочках средний покров может выпадать. Внутренний покров перерастает остальные и образует столбиковидную микропилярную трубку с оторочкой, нависающей над средним, иногда с двумя ярусно расположенными оторочками, которые могут замещаться волосками (рис. 25).

Каждый покров снабжается проводящими пучками, отходящими от базального кольца из семи-восьми пучков. Внешние имеют устьица, смоляные каналы и склереиды, внутренний проксимально срастается с нуцеллусом, проводящие пучки поднимаются до уровня их разделения. Нуцеллус с относительно массивным колпачком, пыльцевая камера на его верхушке развивается лизигенно.

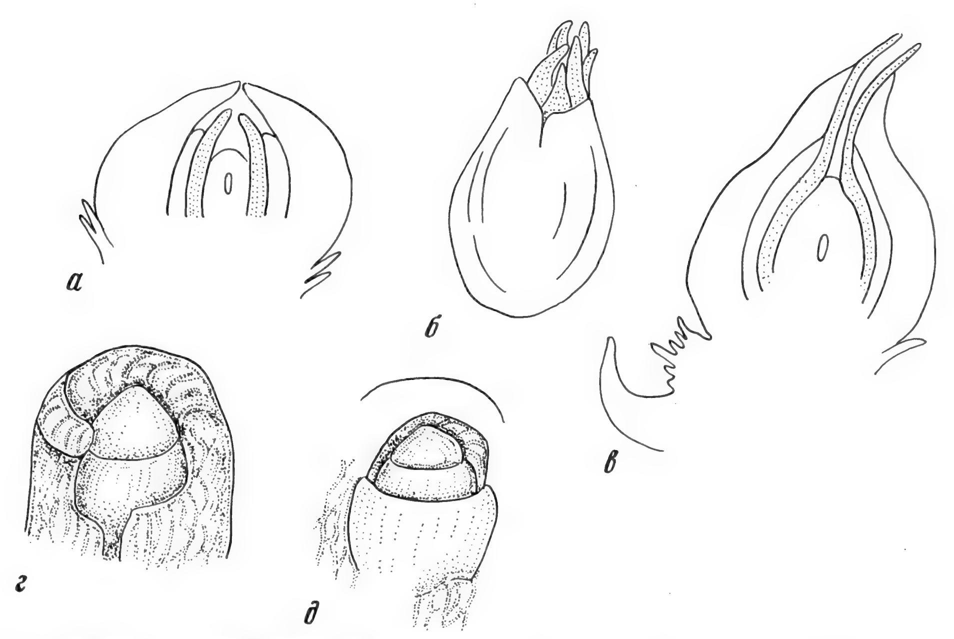


Рис. 25. Покровы семяпочки Gnetum gnemon

а — продольное сечение ювенильной семяпочки, внутренний интегумент покрыт точками; *б* — более зрелая стадия, лопасти внутреннего интегумента выступают из экзостома; *в* — продольное сечение зрелой семяпочки; *г, д* — стадии заложения среднего и внутреннего интегументов [Takaso, Bouman, 1986]

У G. africanum семяпочка со всеми покровами погружена в мясистую узловую подушку [Pearson, 1929]. Опыление с помощью опылительной капли. Папиллы на внутренней стороне микропилярной трубки закрывают канал после опыления. Отмечено прорастание пыльцы в микропилярном канале.

Зрелая пыльца двух-трехядерная. Женский гаметофит (зародышевый мешок) тетраспорический или моноспорический из базальной мегаспоры линейной тетрады. Ко времени опыления содержит 32—64 ядра, нуклеарное развитие продолжается до 1000—1500-ядерной стадии. При вхождении пыльцевых трубок обособляются ядра яйцеклеток, окруженные более густой цитоплазмой, иногда вокруг них образуются группы клеток. В зародышевый мешок входит до четырех пыльцевых трубок. При наличии двух и более яйцеклеток функционируют оба спермия. Таким образом, в зародышевом мешке могут возникнуть две зиготы и более (до шести). Клеткообразование развивается акропетально, в халазальной части до оплодотворения и сопровождается слиянием ядер. Часть ядер, как и у цветковых, дегенерирует и не принимает участия в формировании эндосперма.

Суспензор может проникать в нуцеллус, который по мере развития эндосперма почти полностью адсорбируется (остается лишь колпачок, в зрелом семени соединенный с эндотестой). Обычна кливажная полиэмбриония. Семена опадают на ранней стадии развития зародыша. В зрелом семени внутренний покров образует эндотесту, средний — склеротесту и внешний — мясистую саркотесту. Эти слои, таким образом, не гомологичны одноименным слоям семени гинкго или саговника, они скорее соответствуют оболочкам плода. Проросток имеет две семядоли и массивный гаусториальный вырост (feeder), снабжаемым кольцом из двух серий проводящих пучков.

Ephedra

Большинство видов эфедры — кустарники, в одном случае — небольшие деревья. Характерны обильно ветвящиеся ризомы и надземные побеги с зеленеющими ветвями, которые опадают в сухое время года. Побеги гетеробластические, листорасположение декуссатное или мутовчатое, по три—четыре листа в мутовке. Стебли эустелические, осевые пучки разной толщины, по две-три пары чередующихся крупных и мелких в зависимости от числа листьев, развиты узловые диафрагмы, как у хвощей. Листья снабжаются двумя следами, пазушные ветви — двумя сливающимися следами, отходящими от осевой стелы, в некоторых случаях от листовых следов, как у Gnetum. Трахеиды большей частью окаймленнопоровые араукариоидные, сосуды с наклонными многопоровыми перфорационными пластинками.

Листья влагалищные, проксимально сросшиеся, свободная верхушка чешуевидная, реже игловидная, длиной до 30 мм, снабжаются двумя, иногда тремя жилками с трансфузионной тканью между ними. Устьица более многочисленны в стеблевых желобках, чем на листьях.

Стробилы (антостробилы) функционально диклинные, развиваются парами или группами в пазухах листьев или терминально. Пыльцевые стробилы из двух-трехмерных мутовок брактей, нижние из которых стерильны, последующие поддерживают пазушные спорангиофоры в купулах из двух слившихся брактеолей, которые черепитчато перекрываются над пыльником. Ножка спорангиофора удлиняется после развития двух-черехгнездого синангия. Обычно купула содержит два и больше спорангиофоров, проксимально слившихся в общую пластинчатую или цилиндрическую, иногда вильчатую ножку с шестью—восьмью (до 12) апикальными синангиями, которые вскрываются по́рой. В пыльцевых стробилах некоторых видов (E. campylopoda) развиваются семяпочки, выделяющие опылительную каплю и практически функционирующие как нектарники. Пыльцевые зерна эллиптические, безапертурные, с продольными ребрами, разделенными желобками. Опорный слой тоньше, чем у Gnetum, неламеллярный, инфраструктура зернистая, тектум очень массивный на ребрах и тонкий, но непрерывный в желобках [Zavada, 1984a].

Семенные стробилы с брактеями в димерных или тримерных, редко тетрамерных мутовках. Немногочисленные семяпочки обычно развиваются лишь в верхней мутовке, частью псевдотерминально. В аномальных моноклинных стробилах средняя мутовка стерильная, а в нижней содержатся спорангиофоры [Mehra, 1950]. Семяпочки с двумя покровами, развивающимися в акропетальной последовательности. Мясистый внешний покров закладывается в виде двух—четырех отдельных примордиев, коррелирующих с числом листьев в мутовках, снабжается соответствующим числом коллатеральных пучков, от которых зависит форма семяпочки — трех-четырехугольная или билатерально-симметричная, возникающая в случае недоразвития одного из трех пучков или (у псевдотерминальных семяпочек) в результате слияния двух овулярных примордиев и, таким образом, производная от радиально-симметричной [Thoday, Berridge, 1912].

Внешний покров иногда разделен на лопасти, может заключать две семяпочки или также спорангиофоры (ср. Gnetum). Нередко наблюдается срастание покровов двух или даже трех семяпочек, при котором лишь микропилярные трубки остаются свободными.

Внутренний интегумент тонкий, бумажистый, развивается из кольцевого примордия и снабжается кольцом проводящих пучков, в результате интеркалярного роста отделяется от внешнего покрова и проксимально сливается с нуцеллусом, образует длинную микропилярную трубку.

Зрелая пыльца пятиклеточная, иногда трехклеточная. Женский гаметофит

моноспорический, начальная фаза развития как у Gnetum. После неопределенного числа свободноядерных делений (до 256 ядер) начинается центрипетальное клеткообразование, сначала в виде крупных альвеол, открытых к центру. Дифференцируются халазальная мелкоклетная и микропилярная крупноклетная зоны и в последней инициали 2—7 архегониев, которые образуют верхушечный комплекс в общей обкладке, как у хвойных. Иногда формируются также боковые архегониальные комплексы [Singh, Maheshwari, 1962]. Шейки архегониев из 30—40 клеток относятся к самым массивным среди голосеменных. Стенка между яйцеклеткой и вентральной канальцевой клеткой не образуется или редуцируется. Для эфедры характерна особая форма двойного оплодотворения, при которой один спермий сливается с ядром яйцеклетки, другой — с ядром вентральной канальцевой клетки [Herzfeld, 1922; Khan, 1940; Moussel, 1978]. Есть указания на развитие массы мелких клеток на месте вентральной канальцевой клетки [Pearson, 1929]. Начальное развитие зародыша нуклеарное. В семени внешний покров твердеет, а брактеи образуют мясистый слой ягоды. Проросток нередко имеет три семядоли.

Welwitschia

Вельвичия растет в каменистой пустыне и по побережью тесными, нередко срастающимися группами. У нее обратноконусовидный стебель с широкой вогнутой верхушкой, стержневой корень и два листа, нарастающие основаниями в течение всей жизни. Проводящая система развивается как расчлененная протостела, часть пучков которой дает начало листовым следам, а чередующиеся с ними пучки снабжают двойной гребень вокруг апикальной зоны (от которого отходят листья), анастомозируя с листовыми следами. По мере роста появляются дополнительные стелярные и кортикальные пучки. Трахеиды протоксилемы кольчатые и сетчатые, с окаймленными порами между утолщениями, вторичной древесины — окаймленнопоровые, сосуды большей частью с простой перфорацией. Жилкование параллельное, с косыми анастомозами, гониптероидное (как у папоротника Goniopteris), т.е. с попарно анастомозирующими жилками и отходящей от места их соединения вторичной жилкой [Takeda, 1913]. Устьица на обеих сторонах листа в продольных рядах, с погруженными замыкающими клетками. Устьичные аппараты парацитные, мезогенные или мезоперигенные.

Репродуктивные побеги закладываются в специальных углублениях кольцевого гребня, снабжаются амфивазальными пучками, ветвятся дихазиально, конечные веточки стробилярные, со сросшимися базальными брактеями. В пыльцевых стробилах базальные брактеи стерильны, остальные поддерживают билатерально уплощенные цветки из двух пар декуссатных брактей — внешних узких, почти свободных, внутренних до половины сросшихся, купуловидных, шести спорангиофоров и центральной семяпочки, трансформированной в нектарник. Спорангиофоры с проксимально сросшимися на треть длины и согнутыми к центру ножками, несущими трехгнездные пыльники. Семяпочка развивается апикально на флоральной оси, состоит из нуцеллуса и интегумента с дистальным папиллозным щитком, сжатым в плоскости симметрии цветка. Спорангии вскрываются продольной щелью, как у Gnetum. Пыльца как у Ephedra, но с одной или несколькими бороздами между ребрами.

Семенной стробил из крупных, ложковидно вогнутых, по краям пленчатых брактей с утолщенным апофизом. Пазушные двупокровные семяпочки с двумя рудиментарными брактеолями у основания. Внутренний интегумент с кольцом проводящих пучков в основании образует очень длинную тонкую микропилярную трубку, внешний васкуляризован двумя пучками и соответствует купулами Gnetum и Ephedra.

Зрелая пыльца двуклеточная (проталлиальная клетка дегенерирует до растрескивания пыльника). Зародышевый мешок погружен в ось, тетраспорический или моноспорический, нуклеарный (до 1000 и более ядер), делится на многоядерные клетки, в которых происходит слияние ядер [Pearson, 1929; Martens, 1971]. Микропилярные клетки дают начало зародышевым трубкам, достигающим верхушки нуцеллуса, где они встречаются с пыльцевыми трубками. Развитие зародыша клеточное после первого деления зиготы, отделено от оплодотворения покоящейся фазой. Пазушный комплекс семенного стробила трансформируется в крылатку. Проросток с гаусториальным выростом гипокотиля (feeder) и слегка неравными семядолями. В пазухах семядолей формируются так называемые семядольные почки, которые перевершинивают первичный апекс и срастаются над ним [Pearson, 1929].

В целом три современных рода гнетовых различаются по жизненным формам, но сходны по организации проводящей системы, строению трахеальных элементов, репродуктивным органам, особенностям гаметогенеза и эмбриогенеза. Для них характерны структурная моноклиния функционально пыльцевых органов, смешанное опыление ветром и насекомыми, по существу одинаковое строение спорангиофоров, трансформация семяпочек в нектарники. Покровы семяпочек несомненно гомологичны (средний покров выпадает у Welwitshia и Ephedra, а иногда и у Gnetum; внешний может содержать более одной семяпочки, а также спорангиофоры). Вельвичия по строению овулифоров и пыльцевых зерен ближе к Ephedra, по характеру гаметогенеза — к Gnetum, с которым ее сближает и такая специфическая особенность проростка, как гаусториальный вырост гипокотиля.

Dinophyton

Dinophyton spinosum Ash известен из десяти верхнетриасовых местонахождений на юго-западе США. В бумажистых углях Аризоны его остатки абсолютно преобладают, позволяя видеть в нем болотное растение. Первоначально были описаны ветвящиеся побеги и пропеллеровидные крылатки. Их принадлежность одному растению, кроме совместного нахождения в слоях, бедных другими растительными остатками, подтверждалась эпидермальным сходством и в особенности обильным опушением [Ash, 1970]. Побеги обильно ветвящиеся, гетеробластические, с диморфными листьями, большей частью линейными, низбегающими, в сечении округлыми, реже чешуевидными. Лист снабжается одним пучком, который в основании разделяется на две субпараллельные жилки, сходящиеся на некотором расстоянии от верхушки. Листовая кутикула толстая, с четко обозначенными прямостенными клетками неправильно-полигональной и ректангулоидной формы. Устьичные аппараты большей частью тетрацитные, моноциклические, с маленькой (относительно размеров клеток) овальой или ректангулоидной устьичной ямкой. Покровные клетки большей частью с папиллой или одноклеточным волоском длиной до 0,5 мм.

Крылатки с четырьмя неравной длины пластинчатыми выростами, расположенными крестообразно и прикрепленными к лопастной купуле. Лопасти "пропеллера" снабжаются одной или двумя жилками. Все купулы, изученные С. Эшем, оказались пустыми.

Остатки черешков между листьями дают основание полагать, что пропеллеровидные органы прикреплялись к олиственным побегам.

Изучение материала из бумажистых углей, представленного Эшем, позволило мне существенно дополнить характеристику этого своеобразного растения. Среди обычных олиственных побегов, не отличающихся от описанных Эшем, встречен экземпляр с согнутой осью и скрученными боковыми выростами

("листьями"). Его строение соответствует листосложению некоторых саговниковых (у которых наряду с улиткообразным скручиванием всего листа наблюдается скручивание боковых перьев при прямом или согнутом рахисе). Если этот экземпляр действительно представляет собой нераспустившийся фотосинтетический орган, то представление о "листьях" Dinophyton придется пересмотреть. Вопреки внешнему сходству с олиственными веточками хвойных его побеги скорее следует рассматривать как неуплощенные синтеломные системы, конечные члены которых онтогенетически больше соответствуют перьям сложного листа, чем индивидуальным листьям. Это предположение подтверждается необычной морфологией "листьев", округлых в поперечном сечении, дихотомией и даже перистым ветвлением (наблюдалось в одном случае) "листьев", а также одинаковым строением эпидермиса — вплоть до совпадения частоты устьиц — "оси" и "листьев" (ситуация, совершенно необычная для побегов с дифференцированными листьями, но естественная для синтеломных систем). Тем не менее для проверки предлагаемой интерпретации необходима дальнейшая работа.

Подтвердилось предположение Эша о том, что пропеллеровидная летучка представляет собой семенной орган. Среди множества исследованных экземпляров три содержали по одной семяпочке в купуле. Лопасти "пропеллера" прикреплялись попарно на разных уровнях, что указывает на их первично декуссатное расположение. Все изученные купулы чашевидные, шириной 1,6—3,5 мм, уплощенные в плоскости нижней пары брактей, соединенных тонким проксимальным килем. Дистально купула раскрывается четырьмя треугольными лопастями. В развитии лопастей наблюдается значительная изменчивость — от едва намеченных зубчиков, прикрывающих щелевидное отверстие, до широко разошедшихся, отогнутых наружу и нередко расщепленных, длиной около 1,5 мм. В каждую лопасть купулы входит одна жилка, прослеживающаяся до верхушки. Между этими основными жилками заметны анастомозирующие ребра, но их соответствие проводящим пучкам не доказано.

Крылья плоские, продолговатые, удлиненно-треугольные, прикрепляющиеся расширенным или слегка пережатым утолщенным основанием, постепенно сужающиеся к верхушке, с продольным абаксиальным килем и параллельными ему складками, по-видимому, кожистые, легко сминающиеся без разрывов.

Кутикула на крыльях толще, чем на купуле, они менее обильно опушены, эпидермальные клетки ректангулоидные, расположены правильными рядами, тогда как клетки внешней стенки купулы изменчивых очертаний, неправильно-полигональные или четырехугольные, нередко вытянутые поперек ряда. Волоски сгущаются к краям и особенно обильны на концах лопастей, где могут располагаться пучками. Эти кутикулярно-эпидермальные различия наряду с морфологическими наблюдениями показывают, что крылья не были выростами стенки купулы, а развивались из перикупулярных брактей.

Изнутри купула выстлана относительно тонкой кутикулой с отчетливыми очертаниями полигональных клеток, которые несколько крупнее, чем клетки внешнего эпидермиса, и не образуют рядов.

Единственная семяпочка базальная, ортотропная, около 2,6 мм, обращена микропиле к отверстию купулы, не заполняет ее внутренней полости. Поверхность интегумента с округлыми ямками, возможно соответствующими основаниям волосков. Интегумент сохраняется в виде трещиноватого углистого слоя, практически не кутинизирован. При осторожной мацерации удается выделить участки крупноклетной ткани (вероятно, каменистого слоя) с крупными пористыми клетками. Внутренняя кутикула интегумента развита только в микропилярной части и оканчивается несколько ниже пыльцевой камеры, что может свидетельствовать о проксимальном срастании интегумента с нуцеллусом.

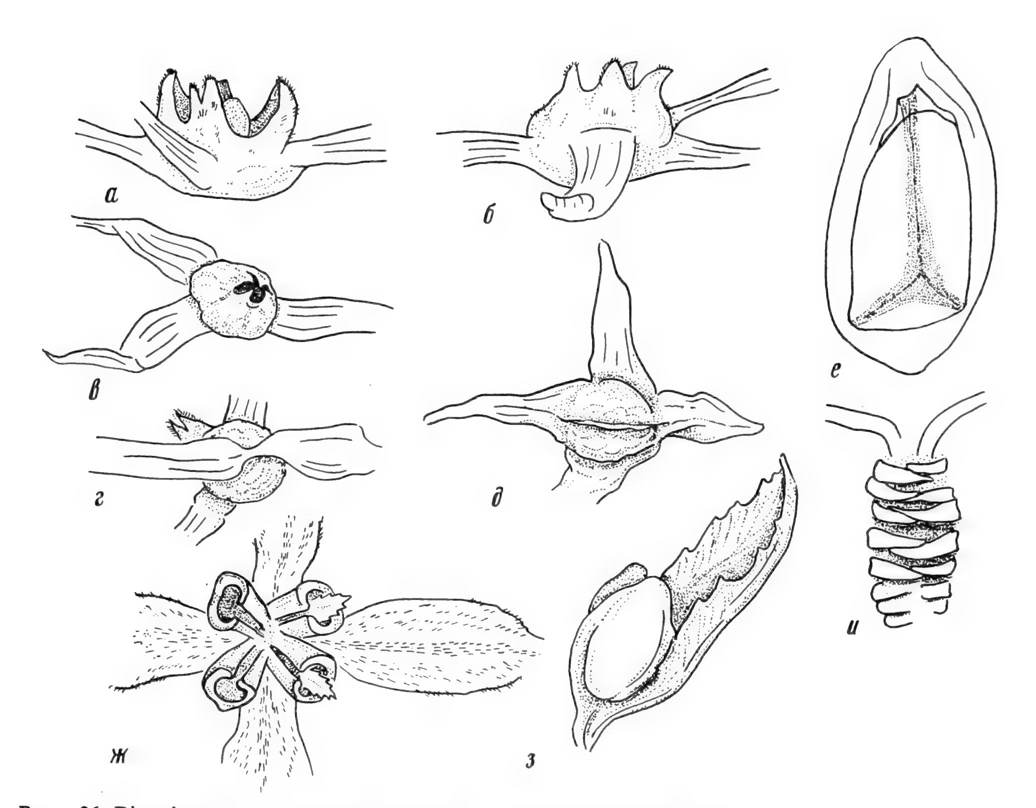


Рис. 26. Dinophyton, протогнетовое растение из триаса Аризоны, США

а, б — купулы с приросшими крыловидными брактеями; *в* — ювенильная купула с короткими, почти сомкнутыми лопастями; *г, д* — купулы, проксимальная сторона; *е* — семяпочка, нуцеллус; *ж, з* — пыльцевой орган и отдельный спорангиофор; *и* — сложенный филломный орган

Нуцеллус продолговатой или продолговато-овальной формы, в одном случае с отчетливым халазальным выступом. Пыльцевая камера широкая, без клювика. Нуцеллярная кутикула прочная, с тонкой точечной ямчатостью, смята продольными и поперечными складками. На ней видны очертания двух слоев крупных полигональных клеток, изредка группирующихся радиально вокруг мелкой округлой по́ры — основания волоска.

Примечательные особенности нуцеллуса, выраженные не у всех исследованных экземпляров (вероятно, зависящие от стадии развития), — это тонкий, очень плотный слой ткани, образующий дугообразно выгнутое днище пыльцевой камеры, и массивный трехлучевой киль, подчеркивающий трехлопастную форму основания (табл. VI, фиг. 1—3). Филогенетическое значение этих особенностей состоит в том, что они проявляются также у палеозойских птеридоспермов (см. выше). Вместе с побегами и семенными крылатками встречены в большом количестве неизвестные ранее пыльцевые органы, несомненно принадлежащие тому же растению. Это мелкие стробилы длиной около 3 мм, прикрепленные, как и купулы, к крестовидно сросшимся околоцветным брактеям. Стробил состоит из четырех-пяти спирально расположенных, свернутых, густо опушенных чешуй с тетрацитными устьицами на внутренней стороне, содержащих пазушные спорангиофоры, верхушки которых выступают наружу (рис. 26).

Спорангиофоры пластинчатые, продолговато-эллиптические или заостренно-яйцевидные, длиной около 1,2 мм, с закругленным основанием или едва заметной ножкой. Пластинка подразделена на более плотную, адаксиально вог-

нутую центральную часть и плоское пленчатое окрыление. Центральная часть по меньшей мере двуслойная; клетки внешнего слоя полигональные, изодиаметрические, внутреннего — более мелкие, около 16×12,5 мкм, разнообразной формы — неправильно-полигональные, клиновидные, субквадратные, поперечно вытянутые, расположенные продольными рядами. Пленчатая кайма однослойная, клетки продолговатые, ректангулоидных, реже клиновидных очертаний, их ряды отгибаются к краю и нередко оканчиваются клеткой, выступающей в виде микрозубчика.

Спорангиофор обычно несет единственный адаксиальный спорангий, заполняющий центральное углубление пластинки и соединенный с нею у основания, тогда как его дистальная часть свободна. Такой характер прикрепления хорошо виден на экземпляре, сфотографированном сбоку и демонстрирующем также вскрытие спорангия двумя створками (табл. VI, фиг. 6, 7). Изредка встречаются спорангиофоры с тремя спорангиями. Обычно они сохраняются в виде компактной массы пыльцы. Пыльцевые зерна двумешковые, с микробугорчато-ямчатой скульптурой щита, расправленными в одной плоскости мешками с грубой эндоретикуляцией, дистальной лептомой.

Ортотропная семяпочка в створчатой купуле, сросшейся с декуссатными перикупулярными брактеями ("околоцветником"), и купулятные спорангиофоры указывают на родство этого вымершего рода с гнетовыми, которому не противоречит и строение вегетативных органов. В то же время трехлопастное основание нуцеллуса — признак, встречающийся у палеозойских птеридоспермов и более свойственный тригонокарповым. Однако лопастность описана и у некоторых семяпочек лагеностомовых (лигиноптерид), например Conostoma [Long, 1977b; Taylor, Millay, 1981], для которых характерно срастание интегумента с нуцеллусом и образование толстого днища пыльцевой камеры — плинта. Еще более сходны семяпочки каламопитиевых Eurystoma — трехгранные, со сросшимися интегументом и нуцеллусом и выпуклым плинтом [Long, 1969]. В этой связи весьма примечательно строение побегов Dinophyton, имеющих много общего с Alcicornopteris — многократно ветвящимися и улитковидно свернутыми листовидными органами каламопитиевых.

Hirmerellaceae

Семейство гирмерелловых номинклатурно типизируется родом Hirmerella Hocrhammer, 1933 (первоначальное написание Hirmeriella было исправлено В. Юнгом на грамматически более приемлемое, что допускается номенклатурными правилами), заменившим более старое название Cheirolepis Schimper, 1870, омонимичное роду сложноцветных. Родовое название Cheirolepidium Takhtajan, 1963, предложенное взамен Cheirolepis Schimper, и основанное на нем название семейства Cheirolepidiaceae в данной ситуации излишни.

Гирмерелловые реконструируются как обильно ветвящиеся деревья и кустарники [Watson, 1982], судя по обилию остатков в литоральных отложениях, частью мангровые [Oldham, 1976]. Анатомическое строение стебля кониферoccoидное, с протопиноидной и купрессоидной поровостью трахеид (Protocupressinoxylon), без смоляных ходов, но со скоплениями смолы в трахеидах и лучах. Отмечены "септированные трахеиды" [Alvin et al., 1978] — скорее всего, сосудистые трахеиды или сосуды с простой перфорацией.

Побеги типа Brachyphyllum, Pagiophyllum, Cupressinocladus, Frenelopsis, Suturovagina и др., с чешуевидными, шиловидными, игольчатыми, иногда диморфными в гетеробластических сериях (Tomaxellia biforme) низбегающими или влагалищно сросшимися листьями, часто, вероятно, опадающие или листопадные (нередко сохраняются скопления отдельных листьев). Листорасположение спиральное или декуссатное. Ветвление пазушное, причем конечные веточки ти-

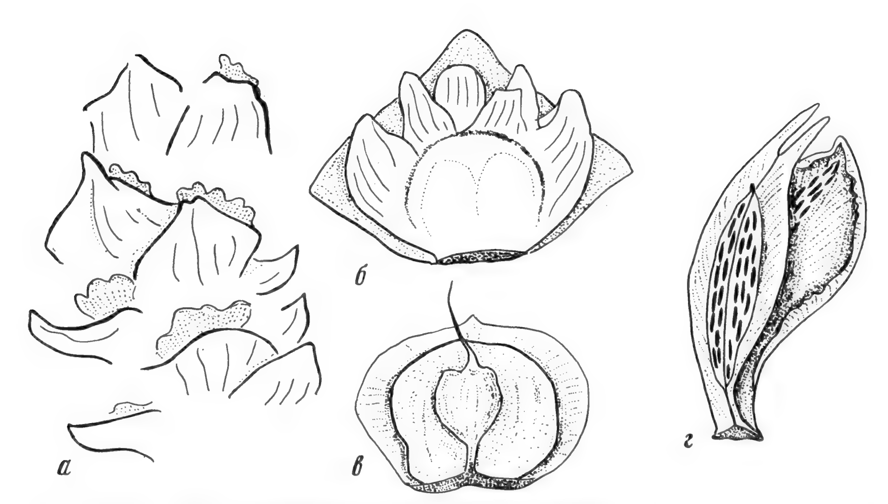


Рис. 27. Семенные органы ископаемых и современных гнетовых

а, б — юрская Hirmerella, антостробил [Harris, 1979] и купула в пазухе брактеи; *в, г* — аналогичные структуры современной Welwitschia (по гербарному экземпляру) и юрской Heerala—Angarolepis (реконструкция по материалам автора и Е.В. Бугдаевой)

па Frenelopsis могут быть смещены на узел выше поддерживающего листа [Alvin, 1982]. Листовая кутикула исключительно толстая, устьица циклоцитные с четырьмя—шестью побочными клетками, кольцом Флорина и папиллами.

Пыльцевые стробилы с пельтатными спорангиофорами, несущими шесть—восемь свисающих спорангиев, которые вскрывались продольной щелью [Barnard, 1968], у Tomaxellia сросшихся в синангий [Archangelsky, 1968a). Пыльцевые зерна весьма примечательны и относятся к категории римулятных, т.е. имеющих субэкваториальную борозду (римулу) ближе к дистальному полюсу. Этот тип пыльцы появился в триасе (Circumpolles) и наиболее типично представлен формой Classopollis, распространенной в позднем триасе, юре и мелу, в отдельных случаях вплоть до палеогена. Эти сферические зерна имеют экваториальный эндостриатный поясок, дистальную поровидную лептому (псевдопору) и трехлучевой тетрадный знак с выростами, вероятно связанными с нераспадающимися тетрадами (находят как отдельные зерна, так и тетрады зрелой пыльцы). Экзина с различной, часто шиповатой, скульптурой, пронизана микроскопическими каналами. Аморфные отложения на поверхности иногда интерпретируются как трифина или пыльцевой клей [Alvin, 1982]. Инфратектум столбчатый с гранулами или переходного зернисто-столбчатого строения, причем анастомозирующие столбчатые элементы состоят из гранул [Taylor, Alvin, 1984]. Нэкзина ламеллярная, закладывается как аморфный или зернистый слой, в котором ламелли дифференцируются базипетально. Описаны орбикулы с такой же скульптурой, как пыльцевые зерна.

Семенные стробилы компактные с остающимися после высыпания крылаток брактеями. Пазушные овулифоры соединены с брактеей только в основании, описываются как семенные чешуи по аналогии с хвойными, но в действительности представляют собой купуловидные дистально лопастные органы с двумя приросшими брактеолями, содержащие одну или две семяпочки и трансформирующиеся в крылатку. У исследованных автором экземпляров из нижней юры Польши [Krassilov, 1982a] купула имеет одну—три дистальные лопасти и две симметрично расположенные латеральные, отвечающие брактеолям. Наружная кутикула толстая, с циклоцитными устьицами, как на листьях. Множество пыльцевых зерен Classopollis сохраняется прилипшими к кутикуле. Внутренняя кутикула купулы тонкая, обнаруживает продольные ряды вытя-

нутых клеток с извилистыми антиклинальными стенками, плотно прилегает к кутикуле интегумента из узких прямостенных клеток. При мацерации выделены кутикулярные мембраны двух нуцеллусов без оформленной пыльцевой камеры. Т. Гаррис [Harris, 1979] и другие исследователи отмечают две мегаспоровые мембраны внутри "семенной чешуи".

Нетрудно заметить сходство пазушных комплексов Hirmerella и Welwitschia (рис. 27), проявляющееся даже в деталях строения купуловидного покрова и образующейся из него крылатки. Часто отмечаемые две мегаспоровые мембраны в нуцеллусе свидетельствуют о развитии зародышевых мешков из двух мегаспор, тоже встречающемся у вельвичии.

Морфология вегетативных побегов, особенно с декуссатными влагалищными листьями, не имеет принципиальных отличий от Ephedra, с которой гирмерелловых сближает также анатомическое строение стебля с такими особенностями, как "септированные" (сосудистые) трахеиды и смоляные слои. Пыльцевые зерна по ряду признаков (дистальная псевдопора, зернисто-столбчатая инфраструктура) сопоставимы с пыльцой Gnetum. Пыльца, по-видимому, не попадала на верхушку нуцеллуса, а прорастала на купуле. Нераспадающиеся тетрады могут указывать на насекомоопыление или смешанное опыление ветром и насекомыми, как у всех гнетовых. Некоторые особенности экзины указывают на развитие у гирмерелловых системы самонесовместимости [Alvin, 1982], хотя в данном случае не вполне понятно, какой орган выполнял функцию опознания пыльцы.

Примечательно сходство купул гирмерелловых с пазушными укороченными побегами семенных стробилов пермских Majonica и близких форм [Clement-Westerhof, 1987], где фертильные чешуи занимали латеральное или адаксиальное положение по отношению к стерильным. Преобразование в купулу могло осуществляться путем срастания фертильных чешуй между собой и со стерильными чешуями.

Heerala

Более ста лет назад О. Геер [Heer, 1878] описал из классического местонахождения юрской флоры Сибири Усть-Балей на р. Ангаре Ephedrites antiquus Heer — двухлопастные чешуевидные образования, впоследствии отнесенные к хвойным Schizolepsis [Принада, 1962]. Эти органы были изучены автором и Е.В. Бугдаевой [Krassilov, Bugdaeva, 1988a] на основании новых сборов из того же местонахождения и переописаны под новым названием Heerala, поскольку род Ephedrites Goeppert et Berendt основан на стеблевых остатках. Они представляют собой эллиптические или яйцевидно-эллиптические крылатки длиной до 16 мм с веретеновидным центральным телом, которое заострено на микропилярном конце и усечено на халазальном. Крыло симметричное, прервано в основании, на верхушке двухлопастное или выемчатое. Верхушечные лопасти прямые или слегка отогнуты наружу, вырез между ними не достигает центрального тела, составляя от 1/10 до 1/5 длины крылатки. Прямой срединный шов проходит от выреза до основания, где расширяется и оканчивается мозолевидным утолщением треугольной формы.

Центральное тело содержит крупные продолговатые смоляные тельца. Крыло, по-видимому, было пленчатым, на нем часто видны складки, а также тонкая штриховка, направленная косо вверх по обе стороны срединного шва. В некоторых случаях различимы крупные удлиненно-полигональные клетки.

Вместе с крылатками сохранились брактеи (Angarolepis) овальной или шпателевидной формы, ложковидно вогнутые, с черешковидной частью различной длины (некоторые почти сидячие), мозолевидным утолщением в основании, тупой или заостренной верхушкой, узким крыловидным окаймлением и двумя

рядами крупных смоляных телец вдоль средней линии. Брактеи, видимо, были мясистыми, с толстой абаксиальной кутикулой. Редкие устьица большей частью амфициклические, с пятью-шестью побочными клетками и кольцом Флорина вокруг устьичной ямки. В ряде случаев к брактее прикреплен заостренно-треугольный филлом, возможно профилл пазушного побега.

Смоляные тельца утолщенной срединной зоны брактей неотличимы от аналогичных образований центрального тела крылатки Heerala и точно так же расположены. Ширина зон, насыщенных смоляными тельцами, у них практически совпадает. Близки и общие размеры брактей к крылаток, а также характер мозолевидных базальных рубцов. Все это убеждает в их принадлежности одному растению в качестве шишечных брактей и пазушных органов. Те и другие к тому же порознь сходны с брактеями и крылатками вельвичии. Особенно примечательны с этой точки зрения мозолевидные рубцы в основании брактеи и крылатки вельвичии, остающиеся на месте их соединения. Стоит отметить также аналогичную изменчивость тупоконечных и заостренных брактей, которые у вельвичии располагаются соответственно в дистальной и проксимальной частях стробила.

Пыльцевые органы, сопутствующие крылаткам и брактеям, были описаны Геером как плоды пандана ("Kaidacarpum") и выделены нами в новый род Aegianthus. Это относительно крупные стробилы до 5 см длиной, содержащие до 36 спирально расположенных пельтатных спорангиофоров. Молодые стробилы компактные, зрелые довольно рыхлые, с несоприкасающимися спорангиофорами, пятигранные и шестигранные, с загнутыми внутрь фасеточными краями, которые, вероятно, смыкались над спорангиями, расходясь по мере их созревания. На толстой кутикуле щитков видны прямостенные клетки и редкие амфициклические устьица такого же строения, как на брактеях Angarolepis. В щитках содержатся многочисленные смоляные тельца, менее крупные, чем в брактеях и крылатках.

Спорангии располагались радиально у оснований боковых фасеток щитка и были прижаты к его абаксиальной поверхности, зрелые свисали. Они вскрывались дистальной порой или короткой щелью. Пыльцевые зерна безмешковые, гладкие, с дистальным сулькусом.

Вегетативные побеги этого растения не известны, но ему могли принадлежать сохранившиеся в том же слое кинжаловидные листья с влагалищным основанием, очень похожие на листья современной Ephedra chilensis [Foster, Gifford, 1974]. Как и у этой последней, число жилок в листе непостоянно, от одной до трех, срединная зона вокруг жилки или между жилками заметно утолщена и в отличие от пленчатых крыльев содержит углистое вещество. У современных листьев в этой зоне развита трансфузионная ткань.

Новые находки подтвердят или опровергнут наши предположения о связях между органами. Однако уже сейчас не вызывает сомнений, что гнетовые играли заметную роль в классической флоре Усть-Балея, экологическим замещая крайне редких здесь беннетитов. Семенные органы Heerala—Angarolepis близко сопоставимы с соответствующими органами Welwitschia, тогда как пыльцевые больше похожи на стробилы саговниковых, а листья — на Ephedra. Такая мозаичность признаков, по-видимому, характерна для всех мезозойских гнетовых.

Eoantha

Из того же нижнемелового местонахождения Байса (верховья р. Витим, Забайкалье), откуда происходит Baisia (см. выше), я описал цветкоподобный орган (предцветок) радиального строения с четырехмерным гинецеем в окружении брактей [Krassilov, 1986]. Флоральная ось в сечении четырехугольная, толщиной 1 мм, с плохо сохранившейся проводящей тканью из трахеальных элементов с округлыми порами на радиальных стенках. Многочисленные

брактеи отходят густой мутовкой ниже гинецея и над ним пучком венчают флоральную ось. Брактеи узкие, линейные, постепенно заостренные, прямые или согнутые, по-видимому, мягкие, длиной около 6 мм, с различимыми при небольшом увеличении крупными полигональными клетками эпидермиса.

Гинецей в виде мутовки из четырех клиновидных пластинчатых овулифоров, прикрепляющихся к сторонам оси не вполне на одном уровне, слегка перекрываясь краями, исходно может быть декуссатным. Овулифоры дистально широко закругленные, абаксиально вогнутые, с глубокой срединной бороздой, поперечно-ребристые. Узкие слегка извилистые желобки между ребрами расходятся почти под прямым углом от срединной борозды, частично дихотомируют и сливаются.

Семяпочки по одной на вогнутой поверхности овулифора, ортотропные, широкообратнояйцевидные, с тонким слабо кутинизированным интегументом, образующим короткое микропиле. Внутренняя кутикула интегумента сохранилась только в микропилярном канале и вокруг пыльцевой камеры. Нуцеллус массивный, относительно сильно кутинизирован, с широкой пыльцевой камерой, увенчанной рудиментарным клювиком, почти заполнен зернистой мегаспоровой мембраной. В пыльцевой камере содержатся полипликатные зерна типа Ephedripites с просветами между ребрами, возможно, соответствующими разрывам сэкзины, хотя это невозможно подтвердить на имеющемся материале.

Предцветок Eoantha, в сущности, состоит из двух последовательных узлов, в нижнем из которых развивались брактеи и овулифоры, а в редуцированном верхнем — только брактеи. Он отличается от семенных органов современных гнетовых, но в какой-то мере соответствует упрощенному антостробилу Gnetum scandens с двумя флоральными узлами.

Имеющийся экземпляр демонстрирует раскрывшиеся овулифоры с опыленными семяпочками, которые едва ли развивались на незащищенной поверхности. Скорее можно предположить, что овулифоры до опыления были сложены вдоль срединной борозды наподобие кондупликатной карпели.

Drewria

Недавно описанная из потомакской серии США Drewria potomacensis [Crane, Upchurch, 1987] примерно того же геологического возраста, что и Eoantha. Это травянистое растение с тонким, моноподиально ветвящимся стеблем. Листья декуссатные, в утолщенных узлах, влагалищные, продолговатые, с "гониоптероидным" жилкованием, как у вельвичии. Семенные колоски в латеральных или терминальных дихазиях с парными филломами в основании. Семена овальные, уплощенные, защищены парой брактей. Этим остаткам сопутствуют скопления эфедроидной пыльцы. П. Крейн и Г. Апчерч отмечают сходство Drewria с монгольскими ангиоспермоидными растениями, описанными мною как Cyperacites sp. [Krassilov, 1982].

Другие мезозойские гнетовые

Из юры КНР описан Ephedrites sinensis Wu, He et Mei (1986) — тонкие членистые стебли с двумя-тремя чешуевидными листьями в узле и терминальные (?) овулифоры, напоминающие Samaropsis. Хотя их принадлежность гнетовым не исключена, интерпретация семенных "цветков" пока не вполне убедительна.

Полипликатная пыльца, вероятно, происходит от пермской группы Praecolpatites—Marsupipollenites — однобороздных зерен со складками и намечающимися дополнительными бороздами, иногда сохраняющих тетрадный рубец. Они имеют зернистый инфратектум и ламеллярную нэкзину [Zavada, 1984a]. У мезозойской группы Eucommidites с одной развитой проксимальной и двумя за-

чаточными экваториальными бороздами в глубоких складках тектум покрыт спрессованными гранулами, пронизан микроканалами. Инфратектум зернистый или зернисто-столбиковый, нэкзина ламеллярная [Doyle et al., 1975; Trevisan, 1980]. Эта пыльца обнаружена в спорангиях стробилов с щитковидными спорангиофорами [Van Konijnenburg-van Cittert, 1967], в сферических синангиях из радиально расположенных спорангиев [Pedersen at al., 1988], а также в пыльцевой камере юрских и раннемеловых семяпочек [Hughes, 1961b; Reymanówna, 1968] с длинной микропилярной трубкой, слабо кутинизированным интегументом, развитым нуцеллярным клювиком, вдающимся в микропилярную трубку. М. Рейманувна видит отличие от гнетовых в кутинизированной мегаспоровой мембране, однако этот признак неустойчив.

В триасе широко распространена полипликатная пыльца, описываемая как Ephedripites или Equisetosporites. В последнее время С. Покок и Г. Вазанти [Pocock, Vasanthy, 1988] уточнили характеристику форм-родов, отнеся к Equisetosporites зерна с перекрестно ориентированными (ротированными) ребрами полусфер, тектумом, прерванным в бороздах, колумеллоидным инфратектумом и гомогенным подстилающим слоем, под которым различима ламеллярная и еще ниже неламеллярная эндэкзина. В отличие от них Cornetipollis имеет плойчатый (ямчатый) перфорированный тектум, столбики инфратектума, приросшие к подстилающему слою, эндэкзина не развита. Известны пыльцевые стробилы Masculostrobus clathratus [Ash, 1972] с пельтатными спорангиофорами, несущими по пять проксимально сросшихся свисающих спорангиев, содержащих пыльцу Equisetosporites, внешне мало отличающуюся от Ephedripites, безапертурную, с колумеллятным инфратектумом из коротких толстых столбиков, очевидно производных от гранул, и ламеллятным опорным слоем, или нэкзиной [Zavada, 1984a]. Нижнемеловые зерна этого типа однобороздные с зернистым инфратектумом и менее отчетливой ламинированностью нэкзины [Trevisan, 1980]. Л. Тревисан отмечает сходство этой пыльцы с Classopollis и установленным ею родом Dicheiropollis, зерна которого рассеиваются в диадах.

Крылатки из нижнего мела Монголии, описанные мною как плоды Gurvanella и Irenia [Krassilov, 1982b], имеют определенное сходство с Heerala и, возможно, принадлежат гнетовым. В отложениях Австралии того же возраста недавно найдены побеги, сопоставимые с Ephedra, и "крестообразные органы" из четырех декуссатных лопастей, напоминающие Eoantha [Drinnan, Chambers, 1986]. В совокупности эти данные свидетельствуют о широком распространении мезозойских гнетовых.

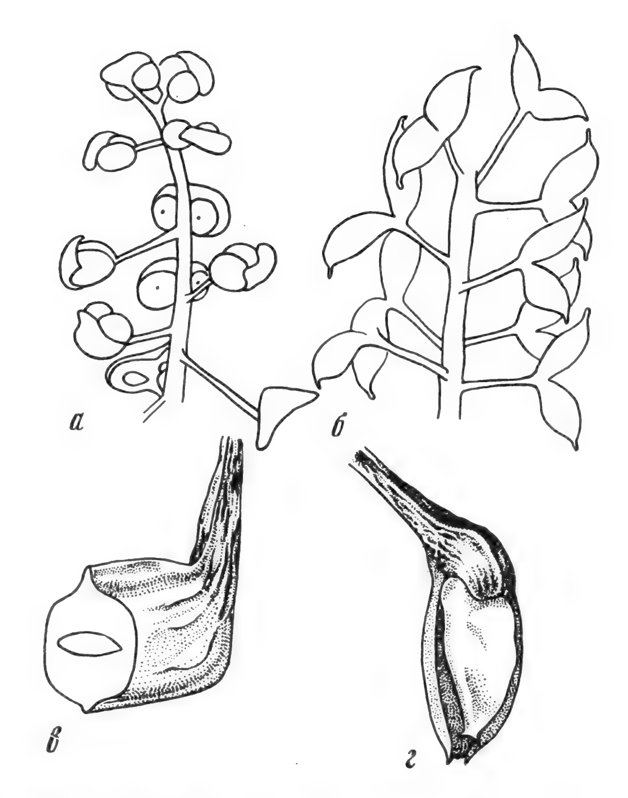
DIRHOPALOSTACHYACEAE

Диропалостахиевые были выделены автором [Krassilov, 1975] в качестве семейства, условно включенного в порядок Nilssoniales. Типовой род Dirhopalostachys установлен В.Д. Принадой в рукописи и формально обнародован в вышеупомянутой работе. Это крупные рыхлые сережковидные стробилы со спирально расположенными боковыми овулифорами в виде ножки, оканчивающейся парными купулами, более или менее сросшимися у основания. Их дистальные части расходятся и слегка отогнуты книзу. Купулы эллиптической или обратнояйцевидной формы, слегка уплощенные, с отогнутым носиком, вентральным швом, продолжающимся в виде тонкого ребра по носику, и расходящимися от него, частично анастомозирующими ребрами. Они содержат одну семяпочку, прикрепленную к внутренней стороне апофиза и обращенную суженным микропилярным концом к основанию купулы. Опавшие купулы пустые, заполнены породой, проникающей через раскрывшийся вентральный шов. У зрелых купул носик отогнут почти под прямым углом, с глубоким вентральным желобком.

Наиболе полно сохранившиеся экземпляры происходят из верхнеюрского

Рис. 28. Диропалостахиевые и их возможные предки биниевые (нильссониевые)

а — Beania, семенной стробил [Harris, 1964]; *б*—*г* — Dirhopalostachys, стробил и купула с обращенной семяпочкой [Krassilov, 1977]



местонахождения на р. Бурее возле устья ее притока Умальты. Купулы удалось отделить от породы, что позволило детально изучить их морфологию. У экземпляра с относительно мелкими купулами, содержащими семяпочку, длина носика достигает 3 мм, на его вентральной стороне виден сложный рельеф из тонких бороздок и углублений. Шов выступает в виде узкого ребра. Семяпочка вскрыта путем удаления части стенки купулы (табл. XI, фиг. 4,5). Она имеет яйцевидную форму, длина 3 мм, сильно уплощена, с продольной бороздой на поверхности, вероятно отвечающей рубчику, прикрепляется сердцевидно вогнутым основанием к апофизу купулы, микропиле выемчатое, может быть, расщепленное.

Эпидермис купулы состоит из продолговатых тонкостенных клеток без устьиц, с простымм волосками, слабо кутинизирован. В стенке содержатся обильные смоляные тельца округлой формы диаметром до 0,5 мм. Кутикула интегумента семяпочки значительно толще нуцеллярной, обнаруживает очертания полигональных прямостенных изодиаметрических клеток и оснований волосков. Внутренняя кутикула интегумента прослеживается до основания семяпочки и плотно прилегает к кутикуле нуцеллуса, на которой видны удлиненно-полигональные клетки. Мегаспоровая мембрана не развита. Пыльцевых зерен на нуцеллусе не обнаружено, но на поверхности купулы сохранились скопления прилипшей безмешковой однобороздной пыльцы типа Cycadopites.

Высказано предположение о связи этих семенных органов с Nilssonia из того же умальтинского местонахождения. Кроме Nilssonia, здесь многочисленны листья Phoenicopsis и Pityophyllum, но их семенные органы — соотвественно Leptostrobus и Schizolepis — имеют совершенно иное строение. С этой точки зрения примечательно сходство адаксиального эпидермиса листьев Nilssonia и наружного эпидермиса купул Dirhopalostachys по форме клеток, волосков и характеру кутинизации. Beania, семенные органы среднеюрских нильссоний, имеют короткие щитковидные купулы с двумя семяпочками, но по общему облику стробилов и овулифоров сходны с Dirhopalostachys, купулы которого могли образоваться из завернутых лопастей щитка (рис. 28).

М.П. Долуденко и Е.И. Костина [1986] описали новый род Kantia по стробилам, отдаленно напоминающим Dirhopalostachys. Их боковые овулифоры состоят из тонкой брактеи с пазушной семенной чешуей, содержащей от двух до трех семяпочек. Они, таким образом, могут быть отнесены к хвойным из семейства Voltziaceae и практически не отличаются от Boristhenia [Станиславский, 1976].

Однако Долуденко полагает, что семяпочки Kantia находились в купулах (основание для выделения нового рода), и сравнивает ее с Dirphopalostachys, высказывая сомнения в правильности интерпретации последнего и его принадлежности цикадофитам. Представление о купулах у Kantia зиждется на поперечных сколах семяпочек, обнаруживающих центральное тело неопределенной формы (описанное как трехгранное), которое вполне может быть нуцеллусом. Поскольку Долуденко не изучила кутикулы семенного органа, то она в принципе не могла определить природу центрального тела (семяпочка в купуле или нуцеллус в интегументе). Таким образом, сопоставление с Dirhopalostachys, как, впрочем, и выделение нового рода, представляется совершенно необоснованным.

CAYTONIALES

Небольшая мезозойская группа кейтониевых с момента ее открытия Г. Томасом [Thomas, 1925] привлекает большой интерес, как наиболее близкая покрытосеменным. Время ее существования — с позднего триаса по поздний мел. Остатки кейтониевых находят в дельтовых отложениях, где они довольно обычны, хотя и не играют доминирующей роли. Т. Гаррис описал ветви кейтонии, которые толще олиственных побегов большинства деревьев умеренной зоны и, следовательно, могли быть крупными деревьями. Он отмечает, однако, что у толстоствольных субтропических и тропических кустарников ветви нередко такой же толщины. Побеги гетеробластические, с чередующимися зонами чешуй и сложных листьев на сильно выступающих листовых подушках — тоже специфический признак. Листья обычно описывают как пальчатосложные, длинночерешковые, четырехлисточковые, но они проявляют также признаки побега. В частности, листочки имеют отделительный слой и могли опадать отдельно (хотя нередко опадали вместе с черешком). В ряде случаев различимо первичное расположение листочков двумя, изредка тремя парами [Harris, 1951a]. Встречаются дву- и однолисточковые листья, а также варианты, переходные к чешуям, и явно филлоидные чешуи с миниатюрной листовой пластинкой на конце [Harris, 1964].

Листочки ланцетовидные, неравной длины, неравнобокие, с односторонне оголенным основанием средней жилки, состоящей из нескольких проводящих пучков, ответвляющихся в виде боковых жилок, которые отгибаются к краю, ветвясь и соединяясь анастомозами. Средняя жилка расходуется на боковые, не достигая верхушки. Размеры ячеек убывают по направлению к краю. Свободных окончаний жилок не отмечено. Волоски простые. Замыкающие клетки приподняты над побочными — необычная черта для голосеменных. Побочные клетки аномоцитные или циклоцитные, неспециализированные.

Пыльцевой орган ("микроспорофилл") перистого облика с вильчатыми боковыми спорангиофорами, несущими абаксиальные сидячие или черешковые синангии из четырех трубчатых спорангиев, соединенных вдоль всей длины, но при созревании расходящихся в средней части и вскрывающихся продольной щелью на внутренней стороне. Стенки спорангиев довольно толстые, многослойные, с дорасальным килем. Строение синангия, как правило, радиально-симметричное, но у нижнемелового вида Caytonanthus tyrmensis изредка билатеральное, с дорсальным разного размера по обе стороны плоскости симметрии. Пыльцевые зерна мелкие, двумешковые или одномешковые, с более или менее разделенными лопастями мешка и дистальной бороздой. Мешки эндоретакулятные, нередко перфорированные. Углубление в центре щита, вероятно, соответствует остаточному тетрадному знаку [Krassilov, 1977b]. Ультраструктурные исследования показали, что мешки заполнены ветвящимися выростами сэкзины. Инфратектум щита альвеолярный. Эндэкзина ламеллятная [Pedersen, Friis, 1986; Zavada, Crepet, 1986].

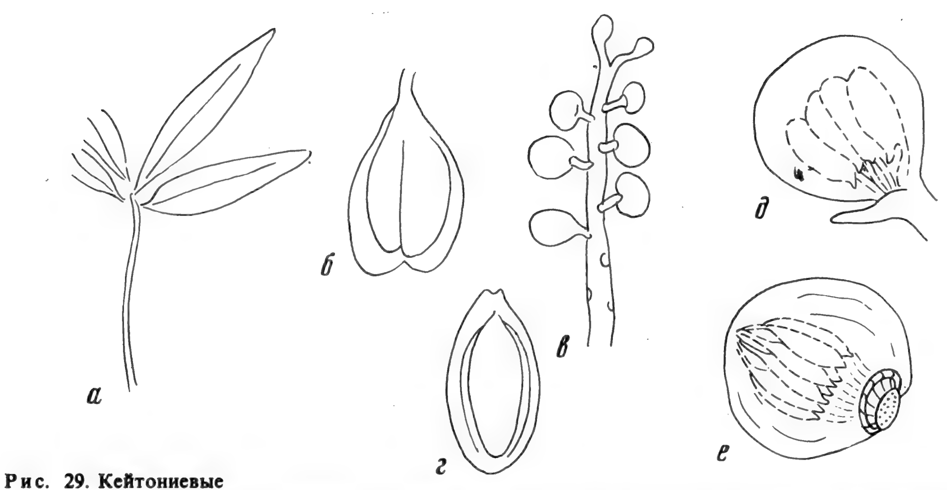


Рис. 29. Кейтониевые

а — пальчатый лист с признаками исходно декуссатного расположения листочков; *б* — аномальный синангий из двух разновеликих пар спорангиев; *в* — семенной стробил ("мегаспорофилл"); *г* — двупокровная семяпочка; *д* — предполагаемый прототип купулы; *е* — купула [Harris, 1951a; Krassilov, 1977, 1984]

Семенные органы Caytonia листовидные или уплощенные стробилярные, состоящие из оси с признаками дорсивентральной дифференциации тканей и боковых овулифоров, расположенных двухрядно, очередно, под углом друг к другу, сдвинутых на одну сторону рахиса. Овилуфор представляет собой короткую ножку с апикальной обращенной купулой. Купула сферическая, мясистая, орнаментированная анастомозирующими ребрами, расходящимися от рубца ножки, без устьиц. Трахеальные элементы проводящих пучков окаймленно-поровые [Reymanówna, 1974]. Апекс овулифора вдавался внутрь купулы, по-видимому образуя плаценту. Пыльцевход купулы, или экзостом, в виде короткой дугообразной щели, прикрытой широкой складкой, или клапаном. В работах Г. Томаса и Т. Гарриса указано расположение щели (устья) между ножкой и клапаном, однако на экземплярах из йоркширского местонахождения, исследованных мною в СЭМ, щель расположена дистально по отношению к клапану, который может рассматриваться как вырост ножки (рудиментарная брактея), сросшийся с основанием купулы. Некоторые разногласия существуют и в отношении соединения экзостома с гнездом: в виде серии каналов, ведущих к отдельным семяпочкам [Harris, 1951a], или одного канала с желобками [Krassilov, 1976]. В гнезде, выстланном тонкой кутикулой, от 8 до 30 семяпочек, по моим наблюдениям, на семяножках разной длины, обращенных микропиле к каналу экзостома (табл. XIV, фиг. 2,3; рис. 29).

Семяпочки длиной около 1,5 мм, уплощенные, с погруженным микропиле, обрамленным папилловидно вздутыми клетками. Интегумент слабо кутинизирован. Между ним и нуцеллусом развит слой в две клетки толщиной, выклинивающийся ниже микропиле и содержащий темноцветные включения. Этот так называемый пятнистый слой (spotted layer в работах английских исследователей) покрыт тонкой кутикулой и может с полным основанием рассматриваться как внутренний интегумент. Пятна, скорее всего, образованы не алейроновыми зернами, а обычными во внутреннем интегументе скоплениями таннина [Krassilov, 1984].

Нуцеллус, хорошо сохраняющийся благодаря прочной кутикуле, продолговатой формы, с более или менее отчетливым халазальным выступом и широко открытой пыльцевой камерой. В некоторых случаях отмечены продольные ребра

в главной плоскости симметрии и апикальный колпачок с тонким клювиком. У нижнемеловых тырминских экземпляров верхушка нуцеллуса заполнена мелкими клетками. Здесь также встречено семя с очень узким веретеновидным нуцеллусом, ткань которого поглощена развивающимся зародышем [Krassilov, 1977b]. Кутинизированной мегаспоровой мембраны не обнаружено.

Копролиты с пыльцой и кутикулой купул, возможно, свидетельствуют об опылении и распространении семян животными. Пыльцевые зерна поднимались по желобками канала к семяпочкам, но частично оставались в канале и могли здесь прорастать, как у гнетовых.

CZEKANOWSKIALES

Чекановскиевые как порядок были выделены автором в 1968 г., хотя название появилось как провизорное в работе Д. Панта [Pant, 1959]. До этого их относили к гинкговым, следуя О. Гееру [Heer, 1876] и Р. Флорину [Florin, 1936]. Первые указания на независимое положение этой группы в системе порядков голосеменных даны С. Оиси на основании эпидермальных признаков [Oishi, 1933] и затем Т. Гаррисом, изучившим строение семенных органов Leptostrobus [Harris, 1951b]. Мои выводы были основаны на исследовании листьев, семенных и пыльцевых органов из юрских отложений р. Буреи и просмотре усть-балейской коллекции, обработанной Геером. В последние годы собрана новая коллекция из Усть-Балея, но ее обработка еще не закончена.

Остатки чекановскиевых образуют массовые скопления, иногда нацело слагают довольно мощные угольные пласты. Они были основными доминантами лесов умеренной зоны северного полушария в течение позднего триаса, юры и раннего мела. Фациальная приуроченность остатков показывает, что Czekanowskia доминировала на ранней стадии фитоценотической сукцессии, в пионерных сообществах на недавно поднявшихся над уровнем моря приморских низменностях и новом аллювии речных долин. В более зрелых сообществах ее замещает Phoenicopsis.

Чекановскиевые реконструируются как конифероидные деревья, сезонно сбрасывавшие брахибласты с листьями, составляющие основную массу остатков. Длинные олиственные побеги неизвестны. Брахибласты округлые или коротко-цилиндрические, несущие чешуи и дистальный пучок длинных линейных листьев. Число листьев в пучке имеет систематическое значение и у разных видов составляет от 7 до 15 и более. Краевые листья пучка у некоторых видов чекановский укорочены и согнуты.

Листья морфологических типов Czekanowskia, Hartzia, Arctobaiera, Phoenicopsis с эпидермальными подтипами Stephenophyllum, Culgoweria, Windwardia — сидячие, с цельной или дихотомически расчлененной пластинкой, снабжаются в отличие от листьев гинкговых одним листовым следом, однонервные или многонервные, с параллельными жилками. Однонервные листья нередко округлые или килеватые, трехгранные, многонервные — плоские, с отчетливой дорсивентральной дифференциацией тканей, гипостомные или частично амфистомные (распределение устьиц меняется по длине листа). В зависимости от морфологии листа устьица распределены по всей поверхности или расположены интеркостальными рядами и двух-трехрядными полосами, погруженные, аномоцитные, с сильно утолщенными, нередко папиллозными побочными клетками, неполно-амфициклические. Секреторные полости в отличие от листьев гинкговых не развиты.

Пыльцевые органы Ixostrobus — рыхлые сережковидные стробилы с многочисленными спорангиофорами, расположенными спирально или в ложных мутовках под прямым углом к оси. Спорангиофор состоит из относительно длинной оси, завершающейся отогнутым книзу кончиком, на адаксиальной стороне которого находится четырехгнездный синангий, вскрывающийся двумя или

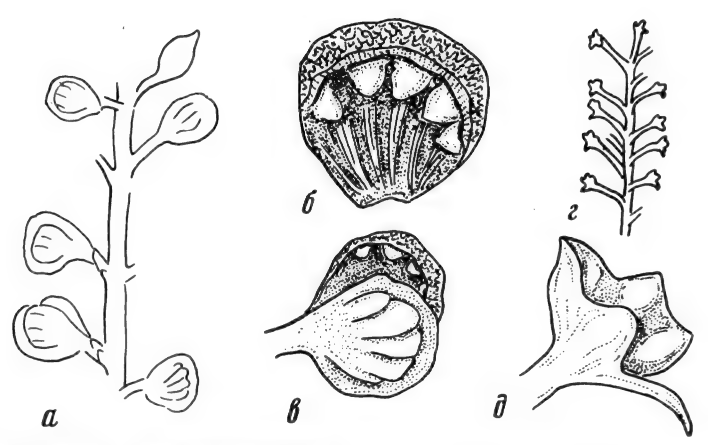


Рис. 30. Репродуктивные органы чекановскиевых

а—в — Leptostrobus, стробил и двустворчатые купулы с краевым рыльцевым гребнем; *г, д* — Ixostrobus, стробил и четырехгнездный синангий над стерильной верхушкой спорангиофора [Красилов, 1972]

четырьмя створками. Проводящий пучок, входящий в ножку, разветвляется в основании синангия, снабжая каждую его лопасть и стерильный кончик. Пыльцевые стробилы опадали после рассеивания пыльцы и обычно сохранялись с пустыми спорангиями. Отдельные прилипшие зерна плохой сохранности, по-видимому, безмешковые, дистально-бороздные.

Семенные органы Leptostrobus также стробилярные, с оберткой чешуевидных листьев в основании оси неограниченного роста, нередко завершающейся псевдотерминальным овулифором. Боковые овулифоры расположены рыхло, у некоторых видов широко расставлены, у других черепитчато перекрываются, состоят из короткой ножки и уплощенной двустворчатой купулы, которая на известной реконструкции Т. Гарриса ориентирова горизонтально, но, судя по характеру отпечатков, на которых обычно видна только одна створка, могли располагаться вертикально. В аномальных случаях ножки купул значительно утолщены, на них различимы рудименты брактей, позволяющие интерпретировать овулифор как укороченный побег (рис. 30).

Створки купулы проксимально сросшиеся на одну треть длины, в свободной части ложковидно прогнуты, гофрированы широкими ребрами, расходящимися от основания, обрамлены дистально расширяющейся плоской каймой. Наружная сторона сильно кутинизирована, с устьицами как на листьях, внутренняя покрыта тонкой кутикулой без устьиц. Внутренняя поверхность краевой каймы у Leptostrobus stigmatoideus орнаментирована бугорками и гребнями, образующими сложный рельеф с неправильной формы углублениями, покрытыми папиллами. Вырост каймы в виде тонкой папиллозной пластинки заходит внутрь гнезда и нависает над семяпочками, которые располагались в ряд по 5—8 на некотором расстоянии от дистального края. Предполагается, что семяпочки были обращенными, но они недостаточно изучены. Обычно сохраняются раскрытые купулы с отчетливыми овальными рубцами семяпочек длиной около 1 мм. Виды Leptostrobus из усть-балейского местонахождения, по-видимому, не имели специализированной краевой каймы.

IRANIA

Из верхнего триаса Северного Ирана описаны остатки репродуктивных органов, которые, возможно, представляли собой древнейший моноклинный антокорм. На реконструкции Г.-Й. Швейцера [Schweitzer, 1977] ирания выглядит

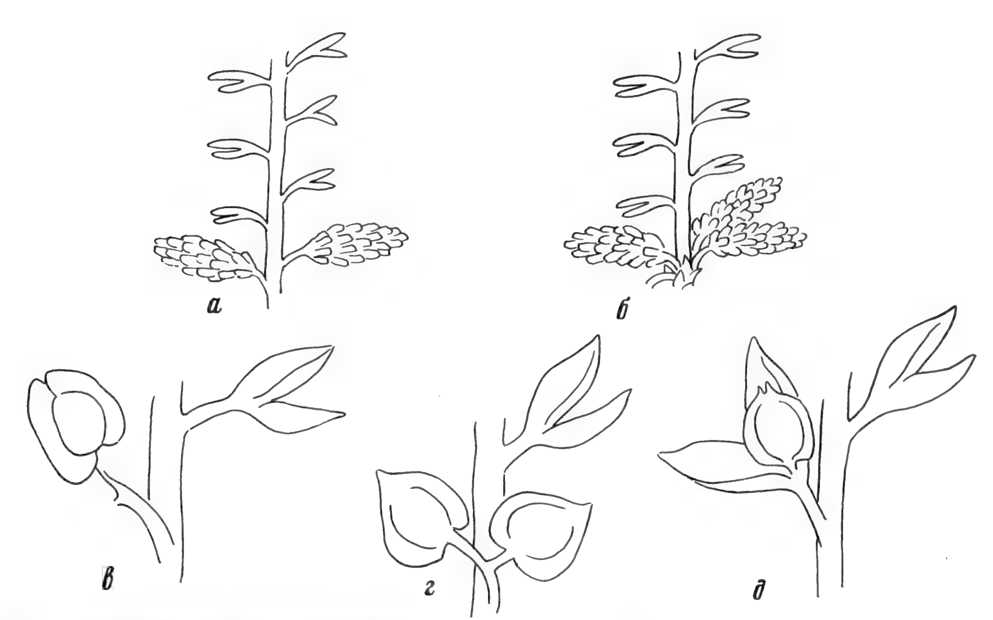


Рис. 31. Моноклинный антокорм Irania

а — интерпретация Г.И. Швейцера [Schweitzer, 1977]; *б* — другая возможная интерпретация; *в, г* — сохранившиеся органы семенного стробила и интерпретация Швейцера; *д* — альтернативная интерпретация, допускающая сопоставление с гнетовыми

как репродуктивный побег, несущий спирально расположенные пыльцевые (проксимально) и семенные органы. Первые — компактные цилиндрические стробилы из пельтатных спорангиофоров с двумя или более прижатыми к оси спорангиями. Вторые — вильчатые овулифоры, завершающиеся парными "капсулами". Материал, впрочем, допускает и несколько иную интерпретацию: пыльцевые и семенные органы могли располагаться не коаксиально, а пучком на верхушке укороченного побега, покрытого чешуевидными катафиллами (частично сохранившимися в основании стробилов). В этом случае ось, несущая овулифоры, приобретает значение отдельного семенного стробила (рис. 31).

"Капсулы" большей частью выглядят как эллиптические образования с оттянутым кончиком. Их размеры около 3×1 мм. Швейцер полагает, что при созревании они раскрывались двумя створками, которые, судя по единственному отпечатку, имели сердцевидную форму, выпуклую среднюю часть (гнездо), пересеченную продольным ребром, и плоскую оторочку.

Парные двустворчатые капсулы дают основание для сопоставлений как с Dirhopalostachys, так и с Leptostrobus, как бы соединяя характерные черты того и другого. С моей точки зрения, не исключено, однако, что образование, описанное как створка раскрывшейся капсулы, в действительности представляет собой крылатку типа Heerala (см. выше), развивавшуюся в пазухе одной из остающихся брактей ("капсул"). Более полный материал, может быть, позволит внести ясность в этот вопрос.

SANMIGUELIA

Это загадочное растение постоянно фигурирует в дискуссиях о происхождении покрытосеменных, нередко в качестве возможного предка однодольных, и служит одним из аргументов в пользу палеозойского или раннемезозойского появления этой группы. До недавнего времени Sanmiguelia была известна по крупным плойчатым листьям из верхнего триаса США, но Б. Корнет

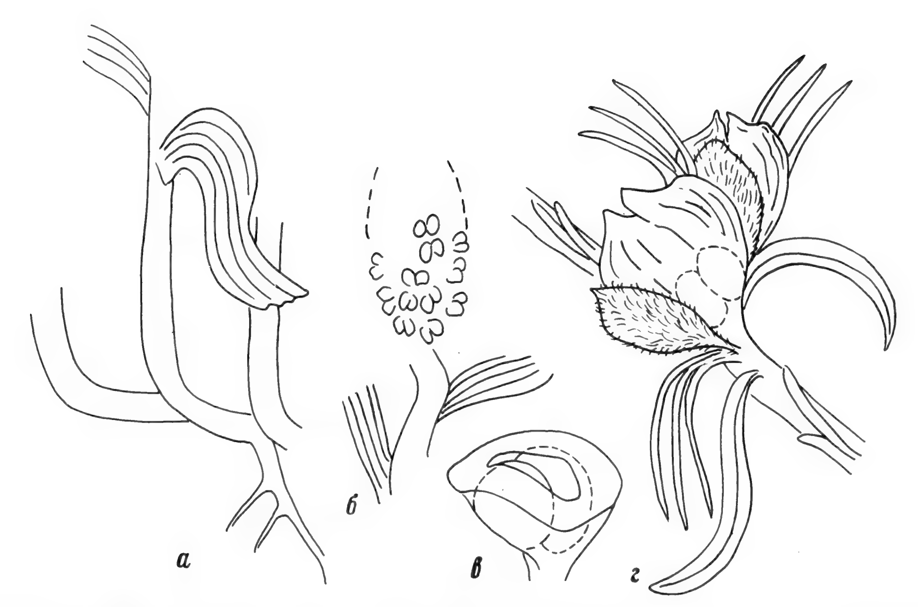


Рис. 32. Sanmiguelia, ангиоспермоидное растение из триаса Северной Америки
а — предполагаемая форма роста; *б* — пыльцевой антостробил; *в* — купулятный спорангиофор; *г* — семенные купулы в окружении брактей [Cornet, 1986]

сумел существенно пополнить ее характеристику [Cornet, 1986]. Он нашел стебли, прикрепленные к ризому, и репродуктивные органы, хотя и сохранившиеся отдельно, но, судя по тесной ассоциации в автохтонном местонахождении и одинаковым брактеям, принадлежащие тому же растению (рис. 32).

Тонкие стебли высотой около 65 см отходят от общего ризома на небольшом расстоянии друг от друга, иногда от общего основания, ветвятся пазушно (?), эустелические, в основании с относительно толстым цилиндром вторичной ксилемы. Побеги, вероятно, гетеробластические, несущие листья и чешуевидные катафиллы различных размеров. Листья развиваются спирально, влагалищные, длиной до 30 см, с субпараллельным сходящимся к верхушке жилкованием, состоящим из жилок разной толщины, образующихся в результате ветвления и расщепления первичных проводящих пучков. Тонкие жилки нередко анастомозируют, петлевидно соединяются и сливаются, восстанавливая толстую жилку. Проводящие пучки в основном из лестничных, сетчатых и кольчатых трахеид, с секреторными клетками в обкладке. Кутикула тонкая, устьица аномоцитные или циклоцитные.

Пыльцевой орган (Synangispadixis) стробилярный, с многочисленными тесно сидящими спиральными боковыми спорангиофорами, несущими вдоль всей длины парные биоспорангиатные синангии (в оригинальном описании — "микроспорофиллы"), вскрывающиеся продольной щелью. Пыльца однобороздная, гладкая, интрагранулярная.

Семенной орган (Axelrodia) имеет вид метельчатого брактеатного соцветия с терминальными собраниями купул (в оригинале "мегаспорофиллов") и брактей. Перикупулярные брактеи располагаются как в основании одиночных купул, так и вокруг их собраний, образуя в последнем случае подобие корзинки. Брактеи в двух декуссатных мутовках, приросшие к купулам, внешние рассеченные на линейные лопасти, внутренние цельные, покрытые, как и купула, длинными волосками. Купула с двухлопастным экзостомом и двумя латеральными выростами. Семяпочки по две в гнезде, анатропные, однопокровные, с широким халазальным рубцом и микопилярной ямкой вблизи рубчика семя-

ножки. В зрелых семенах обнаружен зародыш с двумя семядолями неравной величины.

В отличие от Корнета я вижу определенное сходство с вельвичией в жизненной форме (несмотря на различия в толщине и ветвлении стеблей, которые могут быть производными), жилковании листьев, строении семенных органов и неравновеликих семядолей. При трактовке купулы как свернутого листа (мегаспорофилла) остаются необъясненными латеральные лопасти (меристематические "карманы", по Корнету), которые могут в действительности соответствовать паре чешуек, сросшихся с двустворчатой купулой. Такое строение купулы свойственно древним гнетовым, и в частности Dinophyton, где она четырехлопастная, без отчетливой дифференциации медианных и латеральных лопастей. Однако анатропные семяпочки — существенное отличие от известных до сих пор гнетовых, указывающее на обособленное положение санмигуэлии.

Корнет отмечает сходство Axelrodia с описанной также из триаса Primaraucaria, семенным стробилом, имеющим некоторое сходство с Gnetum, но требующим более детального изучения. Листья Macrotorellia из юры Кавказа и Крыма напоминают Sanmiguelia пликатностью и сходящимися к верхушке жилками.

Разнообразие мезозойских проангиоспермов, по-видимому, не исчерпывается перечисленными здесь формами. Пока совершенно неясным остается систематическое положение Sparganium и Potamogeton — подобных остатков из нижнего мела Монголии [Krassilov, 1982], описанных из берриаса Montsechia vidalii — тонких побегов с мутовками линейных листьев на пазушных ветвях [Blanc-Louvel, Barale, 1983] и Montsechites ("Ranunculus") ferreri — ризомов или столонов с тонко рассеченными филломами и эллиптическими тельцами, которые К. Бланк-Ловель [Blank-Louvel, 1984], полагаясь на весьма поверхностное сходство, считает цветочными почками водного лютика, и еще ряда проблематичных форм, описанных в следующей главе.

ФИЛОГЕНИЯ ГОЛОСЕМЕННЫХ И ПРОАНГИОСПЕРМОВ

Основные порядки голосеменных были установлены Энглером, включавшим в этот класс и гнетовых, впоследствии выделенных Пулле в особый класс Chlamydospermae. Беннетиты иногда относят к Chlamydospermae [Шоо, 1968], вообще же с учетом ископаемых групп граница между голо- и оболочкосеменными оказывается недостаточно отчетливой для разделения на уровне классов.

В результате палеоботанических открытий число признаваемых большинством исследователей порядков голосеменных и проангиоспермов достигло двадцати, причем, как мы видели, есть еще ряд малоизученных групп, которые могут претендовать на порядковый статус. Ближайшими предками, не относящимися к классу голосеменных, обычно считают девонских прогимноспермов, а среди них — археоптерид [Meyen, 1984] или анеуроптерид [Rothwell, Erwin, 1987], хотя не исключены и другие предковые группы из числа травянистых птеридофитов, формально не относящихся к прогимноспермам.

В основание филогенетического древа голосеменных неизменно помещают птеридоспермов. Порядок ветвления обычно определяется по немногим альтернативным признакам, таким, как простые—сложные листья или билатерально—радиально-симметричные семяпочки. В прошлом различали две основные ветви — макрофильных цикадофитов и микрофильных кониферофитов, относя к последней кордаитов и гинкговых [Arnold, 1948; Chamberlain, 1966]. Условность такого деления становится очевидной, если учесть, что многие вымершие группы "цикадофитов" — глоссоптериды, беннетиты, нильссониевые — имели как сложные, так и простые или даже преимущественно мелкие простые листья.

Еще Броньяр предостерегал от слишком прямолинейного использования платиспермии—радиоспермии как классификационного признака, однако в некоторых классификациях последних лет симметрия семяпочки выступает в качестве основного критерия. С.В. Мейен [1982; Meyen, 1984] предположил разделение платиспермов и радиоспермов уже на уровне первичных голосеменных. В основании первой ветви находятся каламопитиевые, давшие начало каллистофитам, глоссоптеридам ("арбериевым") и в результате последующих делений пельтаспермам, пентоксилеевым, кейтониевым, лептостробовым, гинкговым и Ephedra, второй — лагеностомовые (лигиноптериды) — предки кордаитов, хвойных, тригонокарповых, с которыми, очевидно, связаны саговниковые, беннетитовые, Welwitschia, Gnetum и покрытосеменные. Известно, однако, что семяпочки каламопитиевых (гидроспермовых) были радиально-симметричными (Eurystoma), тогда как у лагеностомовых в ряде случаев (в частности, у Conostopma) наблюдаются уплощение и переход от радиальной к билатеральной симметрии [Long, 1977c]. В то же время переходные как по анатомии стебля (Questora и др.), так и по строению семяпочки формы недвусмысленно указывают на происхождение медуллозовых от каламопитиевых [Mapes, Rothwell, 1980]. Трактовка чекановскиевых и гинкговых как сестринских групп вызывает большие сомнения в силу их большой морфологической разобщенности: двустворчатые купулы с несколькими обращенными семяпочками в первом случае и одиночные прямые ариллоидные семяпочки во втором. Кроме того, у Ginkgo встречаются трехкилевые семяпочки, показывающие, что двусторонняя симметрия здесь вторична — это результат утраты части проводящих пучков, как и у Ephedra. Среди гнетовых ситуация в отношении симметрии семяпочки оказывается довольно сложной, так как у Gnetum радиальное строение в дистальной части переходит в билатеральное [Maheswari, Vasil, 1961], у Welwitchia внешний покров по васкуляризации двусторонне-симметричный, а внутренний — радиально-симметричный, у Ephedra билатеральность возникает как следствие утраты проводящих пучков или слияния двух семяпочек [Thoday, Berridge, 1912]. Таким образом, во всех трех случаях наблюдается тенденция к билатеральности, указывающая наряду с другими признаками на филогенетическую общность.

П. Крейн [Crane, 1985], следуя принципам кладизма, получил классификацию, принципиально не отличающуюся от традиционной. Гнетовые показаны как группа, наиболее близкая (сестринская) покрытосеменным. Их общая сестринская группа — беннетиты и пентоксилеевые. В следующем кластере "платиспермов" кордаиты, хвойные и гинкго противостоят каллистофитам, пельтаспермам, глоссоптеридам, кейтониевым и користоспермам. Медуллозовые и саговниковые образуют сестринскую группу этого кластера, тогда как лигиноптериды противопоставлены всем остальным голосеменным, как имеющие тетраэдральные тетрады. При допущении гомологичности купул беннетитов, пентоксилеевых и птеридоспермов получается несколько иная кладограмма, в которой обособленность кластеров платиспермов и радиоспермов не выражена, последние выступают как "высшие платиспермы" (рис. 33). Сразу же отмечу, что основная линия эволюции семяпочек, как мы видели на примере птеридоспермов, гинкго и гнетовых, ведет от радиальной симметрии к билатеральной. Поэтому представляется не вполне понятным, как радиоспермы могут быть "высшими платиспермами" и противостоять в качестве таковых радиоспермным медуллозовым и саговниковым. Противопоставление лигиноптерид всем другим голосеменным — наиболее оригинальное положение системы Крейна — представляется совершенно неубедительным, так как тетраэдальная конфигурация тетрад мегаспор в равной мере свойственна медуллозовым [Pettitt, 1969] и встречается даже у современных хвойных [Singh, Oberoi, 1962].

Анализ признаков [Crane, 1985, табл. 9] содержит еще множество спорных

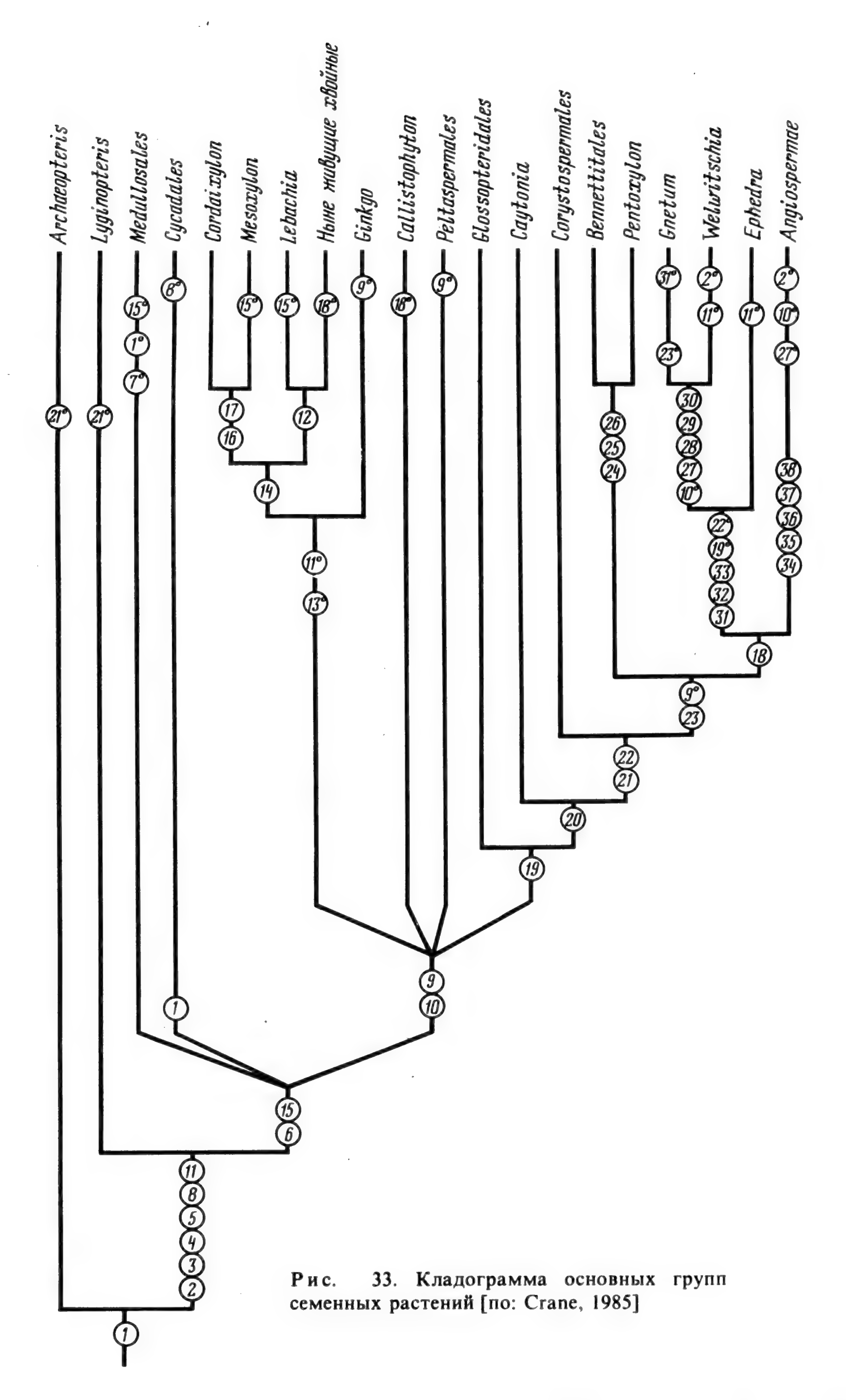


Рис. 33. Кладограмма основных групп семенных растений [по: Crane, 1985]

положений (например, "двупокровные семяпочки внутри структуры с рыльцевой поверхностью" обозначены как плезиоморфный признак для беннетитов, пентоксилеевых и покрытосеменных и как апоморфный для гнетовых, отсутствие ламеллятной эндэкзины — плезиоморфный для медуллозовых, саговниковых, хвойных, гинкго и гнетовых, но апоморфный для покрытосеменных и т.д.), для подробного разбора которых здесь нет места. На примере

кладограмм, полученных Крейном, видно, что структура филогенетической системы зависит не от подсчета предполагаемых синапоморфий, а от гипотез о гомологии органов.

Дж. Дойль и М. Донахью [Doyle, Donoghue, 1986] подвергли анализу ряд филогенетических гипотез с помощью компьютерной числовой кладистики. Они показали, что предложенное С.В. Мейеном разделение радиоспермической и платиспермической линий по числу филогенетических шагов (150) значительно превышает наиболее экономное дерево (123). В отношени других гипотез результаты оказались неоднозначными. Было получено 36 123-шаговых кладограмм и еще больше 124-шаговых, что, в сущности, свидетельствует об ограниченной возможности оценки филогенетических гипотез на основе принципа экономии (парсимонии). Авторы резонно связывают подобную ситуацию с широким распространением параллелизмов.

На кладограмме, которой они отдают предпочтение, гинкговые группируются с хвойными и кардаитами, каллистофиты (не связанные с другими карбоновыми птеридоспермами) — с користоспермами, пельтаспермами и саговниковыми (два последних порядка выглядят как сестринские), глоссоптериды с кейтониевыми, беннетитами, пентоксилеевыми, гнетовыми и цветковыми, ответвляющимися между кейтониевыми и беннетитами. Хотя некоторые положения этой кладограммы заслуживают внимания, она в ряде случаев не соответствует хронологической последовательности, постулируя одновременное появление гинкговых и хвойных, саговниковых и пельтаспермов, тогда как цветковые должны быть древнее беннетитов.

Мне представляется, что кладистический анализ, несмотря на отдельные интересные выводы, в целом не оправдал возлагаемых на него надежд. Нет никаких логических оснований придавать большее значение принципу парсимонии, чем хронологической последовательности, наличию переходных форм или эволюционному консерватизму — сохранению в неизменном виде предковых многопризнаковых структур у потомков. Эти три критерия, по-видимому, имеют решающее значение в выдвижении и оценке филогенетических гипотез, которые именуют интуитивными. Например, переходные стеблевые формы типа Bostonia и Questora убедительно связывают каламопитиевых с медуллозовыми. Открытие Dinophyton, по ряду признаков промежуточного между каламопитиевыми—медуллозовыми, с одной стороны, и гнетовыми — с другой, указывает на возможное родство этих групп. Eoantha намечает путь от гнетовых к цветковым. Аналогичное значение имеет сочетание черт саговниковых в строении семенных органов Semionogyna с листьями и пыльцевыми структурами, характерными для птеридоспермов. Эти и подобные им филогенетические гипотезы могут быть в принципе опровергнуты иной морфологической интерпретацией или находками, изменяющими хронологические соотношения анализируемых групп. По-видимому, не имеет смысла рассматривать совместно множество разновременных форм, "сестринские" отношения между которыми свидетельствуют лишь о несовершенстве метода. Более достоверные результаты может дать анализ одновременно существовавших форм, в который постепенно вовлекаются все более поздние.

В конце девона — начале карбона существовали голосеменные с лопастными купулами, содержащими 2—6 семяпочек типа Archaeosperma и Hydrasperma. Им сопутствуют побеги с признаками Calamopityaceae, Buteoxylonaceae и Lyginopteridaceae, различающиеся (главным образом по анатомии рахисов), по-видимому, на семейственном уровне [May, Matten, 1983]. Листовые органы представляли собой слабо уплощенные синтеломные системы (Rhodea).

Типичным представителем каламопитиевых можно считать Stenomyelon с трехлопастной протостелой, многократно ветвящимися листовыми следами, спарганумом, синтеломным листовым органом Alcicarnopteris, пучками из трех спо-

рангиев и трехгранными семяпочками Eurystoma. Формы с крупными (водозапасающими) центральными трахеидами [Mapes, 1985] связывают каламопитиевых с примитивными лигиноптеридами типа Heterangium. У производных представителей этой группы (Lyginopteris) стебли эустелические, более массивные листовые черешки, развитые листовые пластинки со сфеноптероидными перышками, проксимально сросшиеся спорангии, односеменные купулы (Lagenostoma), тогда как в некоторых линиях гидроспермовых число семяпочек на купулу, очевидно, возрастало (до 70 у Calathospermum).

В то же время среди каламопитиевых известны формы [Sutcliffia, Bostonia, Questora), переходные к ранним Medullosales [Stein, Beck, 1978; Mapes, Rothwell, 1980]. Трехгранная Eurystoma сходна с тригонокарпоидными семяпочками медуллозовых. Полистеллическую стеблевую систему этих птеридоспермов считают производной от протостелической или переходной прото-эустелической, Хотя они в большинстве своем имели сложные синангии из трубчатых спорангиев и настоящую моносулькатную пыльцу, некоторые формы (Potoniea) сохранили трехлучевой рубец.

Callistophytales по анатомии эустелического стебля, стеблевым железкам, морфологии листьев со сфеноптероидными перышками и радиально-симметричных синангиев близки к лигиноптеридам. Их отличают платиспермические кардиокарпоидные семяпочки, но у некоторых лигиноптерид (Conostoma) уплощенные семяпочки имеют два крыловидных выроста [Stubblefield et al., 1984].

Таким образом, три доминирующие группы карбоновых птеридоспермов могли возникнуть в результате адаптивной радиации гидроспермовых или же каллистофиты произошли от лигиноптерид.

В свою очередь, каллистофиты могут рассматриваться как связующее звено между типичными птеридоспермами и кордаитами, с которыми их сближает строение семяпочек (Callospermation и Cardiocarpus), пыльцевых зерен (Vesicaspora и Florinites), а также гетеробластические побеги с чешуевидными низовыми листьями. Лентовидные листья кордаитов, вероятно, филлодийного происхождения (от черешков с большим числом проводящих пучков). По-видимому, есть основания считать эти группы сестринскими. Walchiales, возможно, принадлежат тому же пучку адаптивной радиации. Их основные отличия от кордаитов — уплощенные пазушные овулифоры, обращенные субапикальные семяпочки — свойственны не всем видам и, очевидно, развились внутри группы [ср. Florin, 1938—1945; Mapes, Rothwell, 1984; Clement-Westerhof, 1984]. Пыльцевые органы и предпыльца сохранились на более архаичном уровне, чем у кордаитов.

В пермском периоде существовала система более или менее обособленных флористических областей, для каждой из которых характерны свои порядки голосеменных, появившихся в этом периоде или несколько ранее. Перешедшие из карбона группы птеридоспермов дали новую вспышку адаптивной радиации. Наряду с высокоспециализированными формами медуллозовых получают развитие эволюционные линии, происходящие от каламопитиевых и(или) лигиноптерид, а также каллистофитовых

Glossopteridales — доминирующая группа пермской флоры южных континентов, связаны с гидроспермовыми такими признаками, как протостелические стебли (Vertebraria), многосеменные купулы и вильчато ветвящиеся пыльцевые органы (Eretmonia). Семенные органы ранних глоссоптерид или близких им форм (Arberia) еще несут следы синтеломной организации вильчато ветвящихся в разных плоскостях, слабо уплощенных побегов. Срастание репродуктивных побегов с брактеями — особенность, вероятно развившаяся внутри группы, как и платиспермические семяпочки, независимо появляющиеся в нескольких эволюционных линиях голосеменных. Сходство с кордаитами и войновскиевыми по морфологии листьев, может быть, объясняется филлодийной

природой последних во всех трех группах, наиболее очевидной в случае Euryphyllum и Noeggerathiopsis, лишенных средней жилки.

Филогенетическое положение Vojnovskyales, преимущественно сибирской группы голосеменных, остается неясным вплоть до уточнения морфологии их репродуктивных структур. Розетковидные семенные органы типа Gaussia сходны с Rigbya [Rigby, 1978], что может, помимо аналогичной изменчивости листовых морфотипов, указывать на родство с глоссоптеридами.

Каллиптериды, европейская группа, последнее время включаемая в Peltaspermales (порядок первоначально установлен по триасовым формам), по строению пластинчатых овулифоров с двумя сидячими абаксиальными платиспермическими семяпочками (Autunia) не отличается от соответствующих органов каллистофитов. Близкое сходство наблюдается также в строении листьев, пыльцевых органов и пыльцы (Vesicaspora в том и другом случае). Gigantopteridales распространены как в Восточной Азии, так и в Северной Америке, причем североамериканские формы Gigantopteridium, Tinsleya, Russelites и др. [Mamay, Watt, 1968], по-видимому, промежуточны между "типичными" гигантоптеридами и каллиптеридами. Обеим группам свойственна когерентность листовой пластинки и развивающееся на ее основе двупорядковое сетчатое жилкование, как у Furcula и Hircanopteris. Положение семяпочек у катазиатских гигантоптерид субмаргинальное [Li, Yao, 1983], переходящее в субапикальное на перышках сегментированных листьев. Цельные микроспорофиллы Gigantotheca — вероятный результат когерентности перышек с пучками спорангиев.

В перми появляются настоящие Coniferales (Voltziaceae), отличающиеся от вальхиевых пыльцевыми стробилами с ветвящимися микроспорофиллами, пыльцой (вместо предпыльцы) и чешуевидными овулифорами без стерильных лопастей. Учитывая значительную морфологическую общность ранних хвойных и пельтаспермовых (каллиптерид), отмеченную С.В. Мейеном [Meyen, 1984], представляется вероятным отнесение их к тому же филогенетическому пучку, отходящему от каллистофитов [Rothwell, 1981].

В мезозое успешно развиваются хвойные, в начале эры — пельтаспермовые, производные от пермских каллиптерид. Среди впервые появившихся в триасе восьми порядков голосеменных и проангиоспермов Nilssoniales по строению семенных органов (Beania), очевидно, тяготеют к пельтаспермовым: их обращенные щитки с двумя абаксиальными семяпочками соответствуют почти такого же строения щитковидным овулифорам Autunia. Пыльцевые стробилы Androstrobus дают некоторые основания для сближения с саговниковыми (отличиями от которых служат укороченные побеги, простые листья, платиспермические семяпочки). В обоих случаях они могли формироваться на основе конденсированных андрокладов типа Antevsia с моносулькатной безмешковой пыльцой.

Dirhopalostachys с парными сомкнутыми купулами, содержащими единственную обращенную платиспермическую семяпочку, я считаю производным от нильссониевых [Krassilov, 1975], хотя определенное сходство имеется и с парными купулами користоспермов (см. ниже).

Czekanowskiales — еще одна группа, для которой Autunia может оказаться наиболее вероятным прототипом семенного органа. Двустворчатые купулы Leptostrobus могли образоваться срастанием двух открытых щитковидных купул каллиптерид, которые сходны с ними по очертаниям и характерной наружной ребристости. Среди пыльцевых органов каллиптериевого комплекса Schuetzia с адаксиальным лопастным пыльником принципиально не отличается от Ixostrobus. Листья чекановскиевых, вероятно, филлодийные.

Corystospermales сопоставимы с медуллозовыми по анатомии осевых органов (Rhexoxylon) и листовым признакам, в частности по однотоптероидному

жилкованию, но отличаются несросшимися спорангиями и платиспермическими семяпочками в коротких парных купулах. Распространение на южных континентах, где они сменили глоссоптерид в качестве доминирующей группы, подсказывает возможное происхождение от последних, причем триасовый Linguifolium может рассматриваться как переходная листовая форма. Стоит также обратить внимание на общее морфологическое сходство Umkomasia и Arberia. Бокаловидные купулы обычны среди глоссоптерид (Denkania), часть из них односеменные.

Pentoxylales, еще один "южный" порядок, имеет ряд общих с кoристоспермовыми черт в строении проводящей системы стебля, пыльцевых органов и купулятных платиспермических семяпочек. Их сближает также характерное сочетание исходных тетрацитных и, по-видимому, производных от них циклоцитных устьиц. В то же время листья Nipaniophyllum, для которых характерно петлевидное соединение жилок, как и семенные органы Carnoconites, сходные со стробилоидными овулифорами типа Dictyopteridium, указывают на глоссоптероидные филогенетические корни.

Caytoniales связаны с глоссоптероидной линией строением листьев (их четырехпальчатый лист производен от двух декуссатных пар, практически неотличимых от Glossopteris как по форме, так и по жилкованию: если учесть характер средней жилки, расположение боковых, типы анастомозов, то можно насчитать десятки общих признаков; в данном случае конвергенция листовых признаков, вообще широко распространенная, кажется маловероятной), пыльцевых органов — наиболее вероятным прототипом Caytonanthus можно считать Eretmonia — и сомкнутых многосеменных купул [Goud, Delevoryas, 1977; Krassilov, 1977b]. Семяпочки кейтониевых были описаны как радиально-симметричные, но кили на интегументе и нуцеллусе указывают на их билатеральное строение.

Ginkgoales до сих пор остаются одной из наиболее загадочных в эволюционном плане групп, чья филогенетическая позиция оценивается весьма противоречиво. Популярное в свое время сближение с хвойными, в сущности, подкрепляется лишь пикноксильным строением древесины, причем даже и в этом отношении укороченные побеги различны (маноксильные у гинкго). Среди современных голосеменных несомненно наиболее близки саговниковые с их крупными подвижными мужскими гаметами и однобороздными пыльцевыми зернами, у которых в обоих случаях различимы рудименты воздушных мешков [Shashi, Ueno, 1986]. Однако сходство по архаичным признакам необязательно свидетельствует о близком родстве.

Если придавать решающее значение строению овулифоров с их парными короткими купулами, содержащими по одной прямой, преимущественно платиспермической, семяпочке, как у Umkomasia, то гинкговые оказываются в пучке форм, отходящих от кoристоспермовых [Красилов, 1975]. Пыльцевые органы тех и других несомненно сходны, пыльцевые зерна гинкговых несут следы происхождения от двумешковых, что же касается листьев, то некоторые Dicroidium имели вееровидные перышки (я уже неоднократно упоминал о возможности превращения сегментов сложных листьев в простые листья и наоборот, рис. 34). В пользу кoристоспермовых предков говорит и явное стоматографическое сходство. К этому нужно прибавить довольно обычное у гинкго анастомозирование жилок — возможное наследие глоссоптерид, а также черты общности с пентоксилеевыми (стробилы мезозойских гинкговых Karkenia отличаются от Carnoconites главным образом стипитатными семяпочками).

Cycadales в прошлом сближали как с лигиноптеридами, так и с медуллозовыми. Двойная проводящая система семяпочки, кажется, свидетельствует в пользу последнего порядка. Так называемые палеозойские саговниковые [Mamay, 1976] имеют мало общего с современными в строении семяпочек и, скорее

всего, представляют собой боковую ветвь гигантоптерид (платиспермические семяпочки, развивающиеся субмаргинально на неизмененных листьях). В то же время характерное для саговниковых строение семяпочек имела раннемеловая Semionogyna, у которой они развивались в пазухах поддерживающих брактей. Для превращения Semionogyna в семенной орган Cycas или Dioon требуются незначительные морфологические преобразования — главным образом редукция поддерживающих брактей (следы которых сохранились у Dioon), тогда как пустые

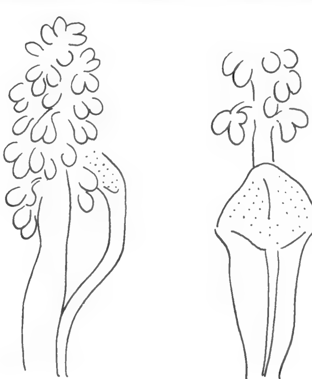


Рис. 34. Микростробил гинкговых из нижнего мела Австралии, сросшийся с брактеей [Drinnan, Chambers, 1986]

дистальные брактеи образуют листовидную верхушку "мегаспорофилла". "Каллиптероидные" листья и пыльцевые органы указывают на принадлежность этой мезозойской формы лигиноптероидной линии (двойную васкуляризацию в таком случае придется считать новообразованием, сопутствующим увеличению размеров семяпочки, тем более что прохождение внутренних пучков не вполне соответствует таковому у тригонокарповых). Связующим звеном между Semionogyna и каллиптеридами могла быть пермская Sobernheimia [Kerp, 1983], прямые сидячие семяпочки которой располагались между лопастными перышками. Переходные стеблевые признаки обнаруживает триасовый Antarcticycas [Smoot et al., 1985].

Gnetales занимают изолированное положение в системе современных растений, но открытые в последние годы мезозойские формы проливают некоторый свет на их происхождение. Наиболее примечателен в этом отношении триасовый Dinophyton, листовые органы которого сохранили весьма архаичные черты уплощенных синтеломных систем типа Alcicornopteris, тогда как семяпочки трехгранные, с выпуклым плинтом, как у Eurystoma. Происхождение непосредственно от гидроспермовых, впрочем, маловероятно из-за большого временного разрыва. Скорее эти черты были унаследованы от каких-то пермских тригонокарповых, в свою очередь производных от гидроспермовых.

Раннемезозойские ребристые пыльцевые зерна могли принадлежать переходным формам между птеридоспермами и гнетовыми, тогда как меловые Ephedripites, по крайней мере в одном случае, обнаружены в пыльцевой камере семяпочек цветковидного органа Eoantha с мутовкой пластинчатых овулифоров в окружении брактей, совмещающего признаки гнетовых и цветковых.

Bennettitales многие исследователи сближали с гнетовыми. Предложенная выше интерпретация моноклинного цветкоподобного органа типа Williamsoniella как двуузлового антостробила с редуцированным дистальным узлом (короной) подчеркивает гомологию между ним и антостробилом Gnetum, также двуузловым у G. scandens [Pearson, 1929]. Строение радиально-симметричных семяпочек беннеттитовых со свободным нуцеллусом, в основании которого иногда обнаруживаются остаточные проводящие пучки, указывает на связь как с гнетовыми, так и с тригонокарповыми. Стоит отметить и такую специфическую особенность, как оторочка вокруг основания микропилярной трубки, свойственная Bennetticarpus crossospermum [Harris, 1935] и Gnetum. Двустворчатые

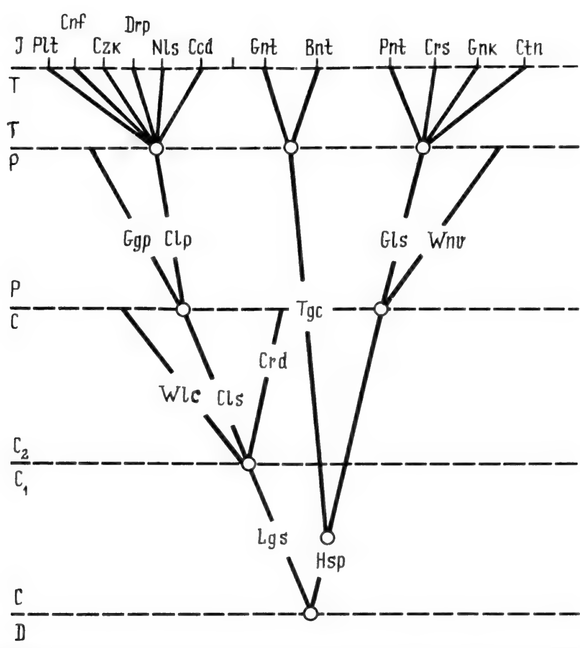


Рис. 35. Схема филогенетических взаимоотношений основных групп голосеменных и проангиспермов

С — карбон; *Д* — девон; *Р* — пермь; *Т* — триас; J — юра; Bnt — беннетиты; Ccd — саговниковые; Clp — каллиптериды; Cls — каллистофиты; Cnf — хвойные; Crd — кордаиты; Crs — користоспермовые; Ctn — кейтониевые; Czk — чекановскиевые; Drp — диропалостахиевые; Ggn — гигантоптериды; Gls — глоссоптериды; Gnt — гнетовые; Hsp — гирдоспермовые; Lgs — лагеностомовые; Nls — нильсониевые; Plt — пельтоспермовые; Pnt — пельтаспермовые; Tgc — тригонокарповые; Wlc — вальхиевые; Wnv — войновскиевые

синангии беннетитовых — скорее всего, упрощенный вариант билатерально-симметричынх пыльцевых структур типа Parasporotheca [Taylor, Millay, 1981], пыльца практически не отличается от Monoletes.

Семянкоподобная Baisia интерпретируется как редуцированный до одной семяпочки гинецей беннетитового типа со сросшимися в купулу межсеменными чешуями. Это еще один способ образования купулярной карпели.

Предполагаемые филогенетически отношения между порядками показаны на схеме (рис. 35), в которой проангиоспермы связаны с различными эволюционными ветвями, параллельно развивавшимися в направлении ангиоспермии.

ГЛАВА 4

РАННИЕ ПОКРЫТОСЕМЕННЫЕ

Ранние покрытосеменные известны по находкам вегетативных и репродуктивных органов — древесины, листьев, цветков, плодов и пыльцевых зерен в отложениях меловой системы. Домеловые находки большинство исследователей считают недостоверными [Kräusel, 1956; Harris, 1960; Scott et al., 1960; Hughes, 1961a, 1976; Stockmans, Willière, 1962; Pant, Kidwai, 1978]. В некоторых случаях допущены ошибки в определении возраста остатков. Так, Palmoxylon, древесина пальм из юры штата Юта (США), в действительности происходит из кайнозойских отложений. Новозеландское местонахождение с Artocarpidium оказалось не юрским, а верхнемеловым. Гораздо чаще домеловые остатки предполагаемых цветковых неверно определены или вообще не могут

быть точно классифицированы. Suevioxylon, гомоксильная древесина из юры Центральной Европы, скорее всего, относится к цикадофитам. Sanmiguelia из верхнего триаса США часть американских исследователей считают антофитом [Cornet, 1986], но, по мнению автора, она ближе к гнетовым (см. гл. 3). Macrotorellia — крупные ланцетовидные листья из юры Кавказа и Крыма с жилкованием как у однодольных, — может быть, принадлежит той же группе. Furcula — вильчатые листья с сетчатым жилкованием из верхнего триаса Гренландии — по жилкованию сопоставимы с гигантоптеридами и пельтаспермовыми (см. гл. 3). Sassendorfites — ланцетовидный филлом из юры Центральной Европы, — по мнению Р. Крейзеля, листочек Sagenopteris (кейтониевые); Fraxinopsis — крылатка из триаса Аргентины — относится к хвойным; Problematospermum — летучка с хохолком из юры Каратау, — скорее всего, принадлежит беннетитовым [Krassilov, 1973b]. Юрские микрофоссилии Poroplanites и Sporojuglandiopsis не имеют отношения к покрытосеменным. Пыльца нимфейных из юры Шотландии и "Pterocarya" из юры Канады недостоверна. Eucommiidites скорее относится к гнетовым (см. гл. 3).

Все это не только перечень заблуждений, но и свидетельство широкого распространения ангиоспермоидных признаков среди раннемезозойских растений. Ранняя история несомненных покрытосеменных связана с меловым периодом, к характеристике которого мы и обратимся.

МЕЛОВОЙ ПЕРИОД И МЕСТОНАХОЖДЕНИЯ ИСКОПАЕМЫХ ПОКРЫТОСЕМЕННЫХ

Меловой период исключительно важен, как время становления основных черт современной структуры земной коры и биосферы, ему посвящено множество исследований историко-геологического и палеобиологического плана. Общую характеристику геологических и палеогеографических условий можно почерпнуть в книгах [Красилов, 1985; Найдин и др., 19186]; здесь же приведены только сведения, имеющие отношение к условиям существования и захоронения ранних покрытосеменных.

Меловой период завершает мезозойскую эру, следуя после юрского и предшествуя палеогеновому. Общая его продолжительность — около 70 млн лет. Его подразделяют на две эпохи по 35 млн лет или на три эпохи по 23—24 млн лет, которые, в свою очередь, делятся на века, примерно по 6 млн лет каждый. Наиболее вероятная хронология мелового периода приведена в табл. 1.

Некоторые исследователи считают, что впадины современных океанов образовались преимущественно в меловом периоде путем расширения океанической коры и раздвижения континентов. Однако механизм такого расширения неясен. Более вероятны ограниченные смещения блоков земной коры типа сдвигов, обусловленные изменением ее формы, которая, в свою очередь, зависит от угловой скорости вращения планеты, определяющей величину полярного сжатия. По гипотезе автора, изменения скорости вращения в меловом периоде вызывали периодические расширения и сокращения земной коры экваториальной области и в противофазе к ним — полярных областей [Красилов, 1985].

Наряду со сдвигами растяжение выражалось в образовании раздвигов, заполняемых мантийным веществом, а сжатие — в нагромождении блоков коры и гранитизации их основания. Тем и другим явлениям сопутствовала вулканическая активность. В начале мелового периода огромные массы базальтов покрыли Восточную Бразилию и прилегающий шельф, в середине возник гигантской протяженности вулканический пояс на побережье Тихого океана, в конце мощнейшие излияния базальтовой лавы охватили плато Декан в Индии и об-

Таблица 1

Геохронология мелового периода [по: Hallam, 1984, с изменениями]

Эпоха	Век		Время в млн лет
Поздняя	Сенон	Даний	65
		Маастрихт	72
		Кампан	86
		Сантон	90
		Коньяк	92
	„Средний мел"	Турон	98
		Сеноман	104
Ранняя		Альб	112
		Апт	118
	Неоком	Баррем	127
		Готерив	128
		Валанжин	134
		Берриас	136

ширные площади в Северной Атлантике. Менее значительные вспышки вулканизма происходили на всех континентах и в океанах одновременно с этими событиями и в промежутках между ними.

Хотя движения земной коры и вулканизм, по-видимому, никогда не прекращались полностью, их активность претерпевала периодические подъемы и спады в планетарном масштабе. Время усиленной активности земных недр, связанной с деформацией земной коры, называют фазой складчатости или тектономагматической фазой. В меловом периоде различимы семь таких планетарных фаз, названных по регионам их наиболее интенсивного проявления. Бореальная фаза, начавшаяся еще в юре, вызвала кратковременное волновое поднятие—опускание континентов и мало отразилась на климате. Тихоокеанская фаза в позднем неокоме ознаменовалась сжатием земной коры и причленением к континенту островных дуг в Тихоокеанском и Альпийском подвижных поясах. Она характеризуется интенсивным вулканизмом и кратковременным похолоданием, за которым последовали морские трансгрессии и потепление. Австроальпийская фаза альба—сеномана делит меловой период на две примерно равные части. В то время как обширные территории в средних и низких широтах подверглись опусканию и были затоплены морем, Арктика и Антарктика испытали поднятие, здесь возникли крупные (сейчас затопленные) массивы суши. На средиземноморскую фазу туронского—коньякского веков приходится пик вулканизма во многих районах земного шара. Морские трансгрессии достигают наивысшей точки, сменяясь скоротечными регрессиями. Субгерцинская фаза предсантонских и сантонских движений проявилась в местных поднятиях и надземном, а также очень широко развитом подводном вулканизме. С периарабской фазой между кампаном и маастрихтом связано формирование тектонических швов, спаявших блоки земной коры Северной Африки и Южной Азии, и, наконец, ларамийская фаза на рубеже мела и палеогена охватила все подвижные пояса, вызвала поднятие всех континентов, с которых схлынули эпиконтинентальные моря. Излияния лавы через гигантские трещины в земной коре покрыли обширные пространства, особенно на п-ове Индостан и в Северной Атлантике между Гренландией и Британскими островами. Эти события вызвали наиболее сильное похолодание за всю меловую историю.

Таким образом, палеогеографические события — перераспределение суши и моря, глобальные изменения климата — тесно связаны с тектономагматическими. Блоки коры разной плотности претерпевали как горизонтальные, так и вертикальные смещения по системе разломов, опоясывающей все континенты. В результате окраины континентов периодически оказывались ниже уровня моря. В самом начале и конце мела контуры континентов были близки к современным, однако, начиная с барремского века, проявилась тенденция к опусканию, развивавшаяся в пульсирующем ритме вплоть до маастрихта. Во время максимальной экспансии меловых эпиконтинентальных морей под водой оказалось 65% площади Европы, 45% Северной Америки и 43% Африки, в целом около $58 \cdot 10^6$ $км^2$ современной суши, хотя в то же время некоторые сейчас затопленные массивы периодически поднимались над уровнем моря в Арктике, на месте окраинных морей западной части Тихого океана и в районе Новой Зеландии (континент Тасмантис). Более обширной была также суммарная островная суша.

Европа представляла собой несколько островных массивов. Северная Америка была рассечена на два континента эпиконтинентальным бассейном, соединявшимся с морем Бофорта и Мексиканским заливом. Широкий пролив от Гвинейского залива к Сирту отделял Северо-Западную Африку от остальной части континента. Азия простиралась несколько дальше на северо-восток, наращиваемая осушавшимися Чукотским и Охотским массивами, но ее западная часть была занята Западно-Сибирским морем, соединенным через Тургайский пролив с заливами Тетис, вдававшимися в Казахстанскую сушу.

Тетис, по одним представлениям, — обширный океан, по другим (поддерживаемым здесь) — цепь относительно узких океанических бассейнов и проливов, соединявших Атлантический океан с Индийским, проходя между еще не консолидированными блоками континентальной коры Южной Европы, Южной Азии и Северной Африки (рис. 36).

Индийский субконтинент нередко рассматривают как часть Гондваны, в домеловое время составлявшую одно целое с Австралией и Антарктидой. По этой схеме Индия в течение мела и палеогена переместилась из южного полушария в северное, причленившись к Азии в эоцене. Однако фитогеографические связи недвусмысленно свидетельствуют о территориальной близости Индии и остальной Азии в течение всего мела [Kar, Singh, 1986].В маастрихте на Андийском субконтиненте в массовом количестве появляются характерные элементы африканской палинофлоры [Srivastava, 1981], знаменуя смыкание рукавов Тетис и начавшуюся консолидацию блоков земной коры Северной Африки и Южной Азии.

Благодаря относительной мелководности меловых океанов существовали сухопутные связи между всеми континентами в виде Берингийского моста между Азией и Америкой, Тулеанского между Гренландией и Северной Европой, Гибралтарской дуги между Иберией и Атласом, дуги Никоя по западному побережью Коста-Рики и Патагонско-Антарктической как звеньев единой системы Анд, дуги Маккуори-Баллени между Антарктидой и обширным массивом суши, включавшим Новую Зеландию (Тасмантис). Нельзя исключить также возможность периодического соединения Африки и Южной Америки по поднятиям хребтов Китовый и Риу-Гранди, на которых обнаружены мелководные отложения.

Особенности мелового климата определялись в первую очередь тем, что в течение всего периода не было полярных ледовых шапок (некоторые указания на их развитие в Антарктиде относятся к самому концу мела). Соответственно циркуляция океанических вод была относительно слабой и, как сейчас в Средиземном море, легко подавлялась опреснением поверхностных слоев водной толщи, вызывавшим широкое распространение аноксии (дефицита кислорода) в океанах. Свидетельством аноксии служат темноцветные, обогащенные органическим углеродом, тонкослоистые отложения меловых океанических впадин.

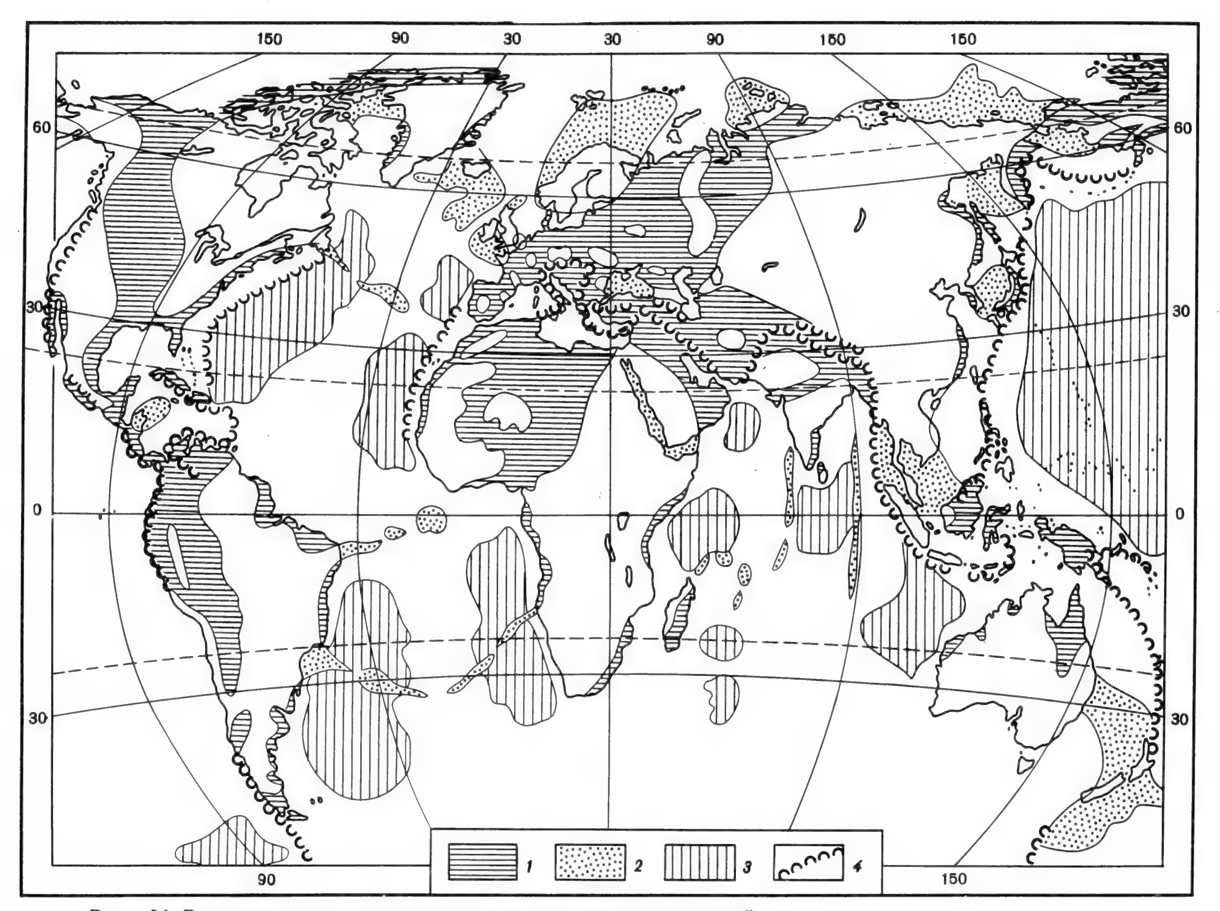


Рис. 36. Распределение суши и моря во время меловых трангрессий

1 — площади современной суши, покрытые морем; *2* — периодически осушаемые площади на месте современных морей; *3* — глубоководные котловины; *4* — островные дуги

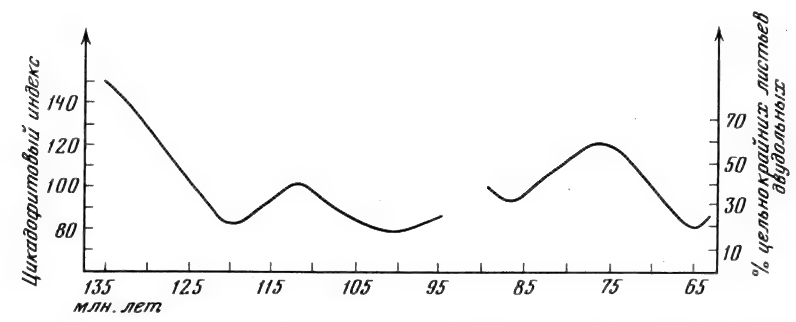


Рис. 37. Схема изменения температурных условий в течение мелового периода

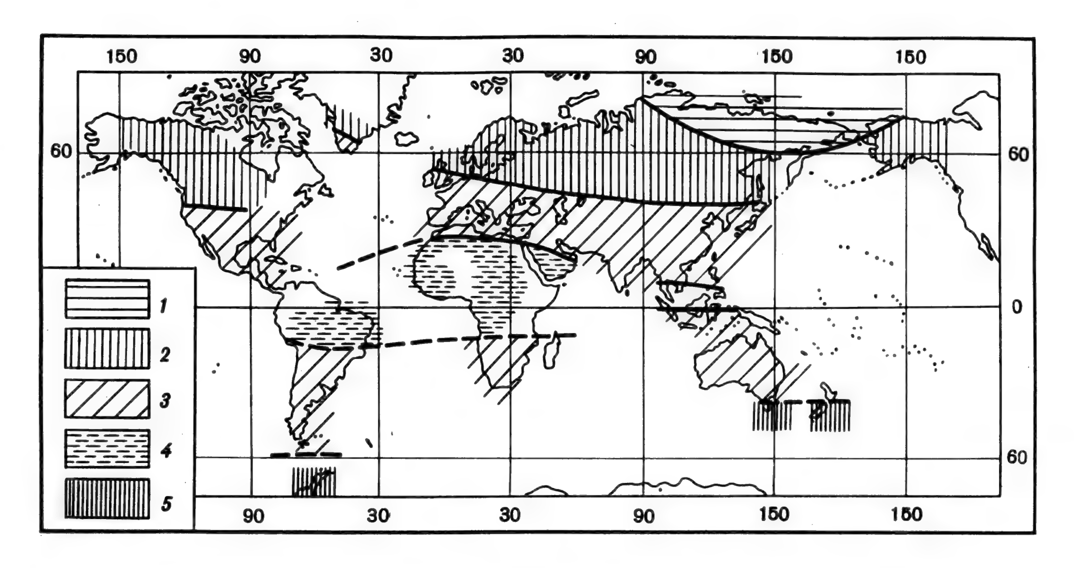
Аноксия, естественно, влияла на жизнь в океане, но ее воздействие сказывалось и на суше. Океаны менее эффективно регулировали газовый состав атмосферы, вследствие чего время от времени могло существенно повышаться содержание углекислого газа, дававшее парниковый эффект.

Цикличность темносланцевых отложений показывает, что аноксия не была постоянной, а развивалась с определенной периодичностью, измеряемой десятками и сотнями тысяч лет и примерно соответствующей орбитальным циклам Земли. Причинная связь, по-видимому, заключалась в чередовании сухих и влажных фаз (отвечающих колебаниям эксцентриситета земной орбиты и наклона эклиптики), в свою очередь влиявших на опреснение и циркуляцию в океанах.

В средних широтах смена сухих и влажных фаз была главным компонентом климатической эволюции. Температурные условия были более постоянными и очень медленно менялись от эпохи к эпохе. О них судят по составу растительности, морфологии листьев и других органов, элементарному и изотопному составу карбонатного вещества раковин морских беспозвоночных. Эти данные нередко противоречат друг другу. Более или менее достоверно устанавливается похолодание средних широт в середине и более значительное в конце периода, а также, возможно, в готеривском веке. Главные температурные оптимумы приходятся на аптский и кампанский века (рис. 37).

Наиболее существенное отличие мелового климата от современного заключалось в более равномерном распределении тепла по земной поверхности. Экваториально-полярный температурный градиент был примерно вдвое меньше современного. В отсутствие оледенений древесная растительность заходила далеко за Полярный круг (короткий вегетационный сезон, вопреки предвзятым представлениям, влияет на соотношение листопадных и вечнозеленых растений в пользу последних). Климатическая зональность улавливается в распространении таких климатически зависимых образований, как угли, соли,красноцветная кластика. Мощное накопление солей в конце раннемеловой эпохи ограничено 0—15° ю.ш. по обе стороны Атлантики, преимущественно на африканской стороне от Габона до Северной Анголы. К северу и югу от этой узкой экваториальной зоны находились гораздо более широкие области распространения красноцветов, приуроченных к субтропическому климату с сухим летом. Они простирались до 45—50° северной и южной широты. Отложения зоны красноцветов обнаруживают разнообразные признаки сезонности. Угленакопление в больших масштабах происходило севернее 50° на востоке Азии и западе Северной Америки, однако угли широко проникали в область красноцветов, свидетельствуя о том, что климат ее был достаточно влажным, с относительно коротким сухим сезоном.

Характер растительности в целом согласуется с зональностью по литологическим признакам. Еще в прошлом веке О. Геер отметил отличие мезозойской флоры Сибири от европейской и индийской (вопреки господствовавшим тогда



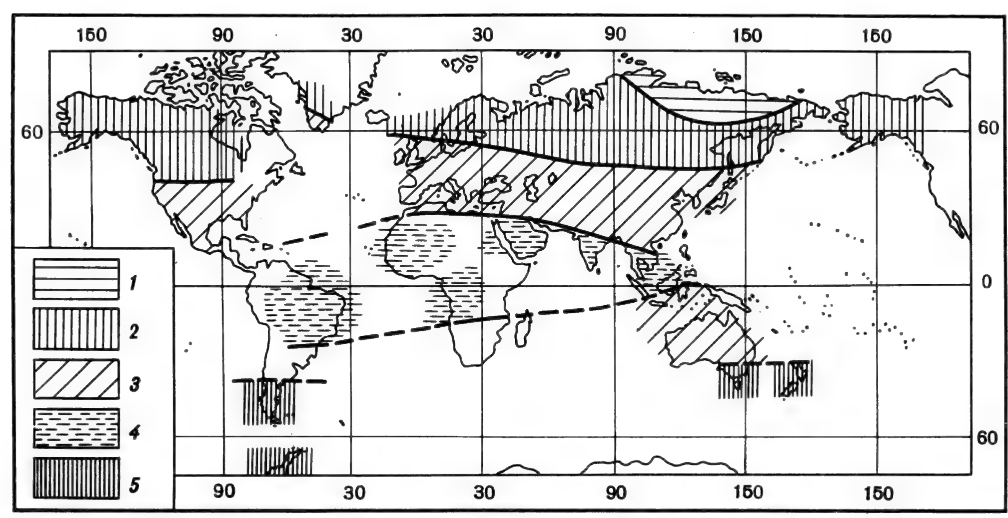


Рис. 38. Схема фитоклиматической зональности раннемеловой (вверху) и позднемеловой (внизу) эпох
1 — холодноумеренная зона; *2* — северная умеренная; *3* — северная и южная субтропическая; *4* — тропическая; *5* — южная умеренная зона [Красилов, 1985]

представлениям о ее повсеместном однообразии). В.Д. Принада и затем В.А. Вахрамеев [1970] более точно очертили границы "Сибирской области", считая, что для нее характерны эндемичные таксоны, особенно среди цикадофитов. По моим данным, эндемизм на родовом уровне проявлялся крайне слабо и различия между "областями" носят преимущественно фитоценотический характер, как между фитоклиматическими зонами (рис. 38). Умеренная "феникопсисовая" зона северного полушария, включавшая "Сибирскую область", характеризуется доминированием листопадных чекановскиевых, гинкговых, некоторых хвойных (Pityophyllum, Pityospermum). Южная граница этих летнезеленых лесов проходила примерно по 50° с.ш., поднимаясь к северу в атлантическом секторе, где большое влияние на климат оказывали теплые воды Тетис, проникавшие между островными массивами суши в Бискайский залив и, вероятно, пополнявшие прото-Гольфстрим, который достигал Юго-Западной Гренландии. Практически граница

проводится по исчезновению рода Phoenicopsis или утрате им доминирующей роли. О значении этой границе свидетельствует изменение спектра жизненных форм во всех группах (например, только к югу от нее распространены толстоствольные хвощи и беннетитовые типы Cycadeoidea).

В широкой экотонной зоне, к которой относятся, в частности, богатые местонахождения нижнего мела Забайкалья и Монголии, происходило смешение характерных форм умеренной и субтропической зон. В последней преобладала чешуелистная вечнозеленая растительность из хвойных и гнетовых (гирмерелловых) с разнообразными беннетитами, среди которых на первый план выдвигается группа Ptilophyllum—Otozamites, частично, может быть, мангровая. Широтный диапазон этих растительных формаций приблизительно совпадал с распространением красноцветов. Экваториальная зона выделяется главным образом по палинологическим данным, указывающим на преобладание в ней гнетовых [Herngreen, Chlonova, 1981].

В позднем мелу характер растительности существенно изменился, но широтная зональность в общих чертах сохранилась. В умеренной зоне северного полушария доминировали летнезеленые хвойные леса (паратаксодиевые, с главным родом Parataxodium, сочетающим признаки болотного кипариса и метасеквойи), в которых локально преобладали платанолистные антофиты и Trochodendroides, в теплоумеренной и субтропической — вечнозеленые леса с Sequoia, гнетовыми, пальмами, более разнообразными платанолистными, лавролистными и розоидными антофитами типа Debeya. В южном полушарии умеренная зона совпадает с распространением пыльцы Nothofagidites в Антарктике, Патагонии и Тасмантис. В конце периода летнезеленые леса с Metasequoia и Trochodendroides продвинулись далеко к югу, замещая вечнозеленые лесные и кустарниковые формации.

Картирование меловой растительности по крупномерным остаткам зависит от количества и пространственно-временного распределения достаточно представительных местонахождений, которые относительно редки. Гораздо чаще встречается ископаемая пыльца, которую к тому же можно изучать по кернам буровых скважин на закрытых территориях. Нередко в одной пробе содержится богатый пыльцевой комплекс. Поэтому палинологические данные приобретают все большее значение в палеофитогеографии. Их недостаток состоит лишь в том, что по пыльце мы не можем реконструировать жизненные формы и получаем весьма отдаленное представление о характере растительности. Тем не менее палинологи разработали довольно дробную схему классификации меловой растительности. Ее основные подразделения — экваториальная зона с пыльцой пальм и "элатеровыми" палиноморфами неясного систематического положения, южная умеренная зона Nothofagidites, о которой я уже упоминал, и две области в северном полушарии — "Norma" и "Aquila", названные по наиболее характерным палиноморфологическим группировкам Normapolles, включающей пыльцу предкового комплекса сережкоцветных, и Aquilapollenites, условно сближаемой с Santalales. Первая охватывает Европу и приатлантическую часть Северной Америки, вторая — внеэкваториальную Азию и западные районы Североамериканского континента. Считали, что граница между ними проходит почти меридиально, но находки Aquilapollenites в Северной Европе показали, что она в действительности приблизительно совпадает с границей умеренной и субтропической зоны, которая в атлантическом секторе отклонена к северу под влиянием теплых тетических вод, поступавших в Атлантику. Распространение морских беспозвоночных — фораминифер, рудистов, головоногих моллюсков — позволяет говорить об аналогичной зональности в океане. Животный мир суши, подобно растительному, в течение мелового периода постепенно приобретал все более современный облик. Несомненно связанным с эволюцией растений было распространение в середине пе-

риода новых групп насекомых: жуков Curculionidae, клопов Tingitidae, цефид, бабочек, муравьев и термитов [Жерихин, 1980], первые появления которых в ряде случаев относятся к баррему—апту.

Динозавры оставались доминирующей группой наземных позвоночных в течение всего мелового периода. В юре и первой половине мела преобладали фолиофаги, обитавшие в папоротниковых маршах и цикадофитовых зарослях. Они наиболее многочисленны и разнообразны в субтропической и экотонной теплоумеренной зонах. Лишь редкие находки известны в пределах умеренной зоны летнезеленых лесов. Можно предположить, что динозавры, собиравшиеся большими стадами, жили главным образом на открытых пространствах.

В середине мела произошла смена доминирующих форм динозавров, по-видимому связанная с изменением питания, поскольку на первый план выдвигаются формы с мощным жевательным аппаратом и клювами, как у цератопсид и гадрозавров. Одной из главных причин могло быть резкое сокращение листовой массы в связи с замещением крупнолистных цикадофитов и папоротников мелколистными антофитами и гнетовыми. Крупные позднемеловые динозавры, вероятно, поедали побеги с листьями и плодами, а не отдельные листья, что требовало более мощного жевательного аппарата. Экспансия летнезеленых лесов в конце мелового периода привела к резкому сокращению численности динозавров, поставив их на грань вымирания [Krassilov, 1981].

В начале мела появляются первые настоящие птицы (юрский археоптерикс ближе к рептилиям) и очень редкие формы млекопитающих (Aegialodon), которые могли быть общими предками сумчатых и плацентарных. Производные от них переходные формы "эутериево-метатериевого уровня", по определению С. Киелан-Яворовской [Lillegraven et al., 1979], получают более широкое распространение в середине периода. В альбе среди них намечается расхождение эволюционных линий сумчатых и плацентарных, однако группа с промежуточными признаками сохранилась вплоть до позднего мела наряду с архаичными многобугорчатыми. Анатомические признаки некоторых меловых млекопитающих свидетельствуют о приспособлении к древесному образу жизни. В конце периода они были таксономически более разнообразны, чем динозавры (соответственно 35 и 10 видов в представительной маастрихтской фауне Ланс Северной Америки). Уже существовали формы (Procerberus, Protungulatum, Purgatorius), давшие начало основным линиям палеогеновой адаптивной радиации, последовавшей за вымиранием динозавров, в том числе копытным и приматам.

Тектонические процессы, о которых говорилось в начале раздела, климат, биота определяли характер осадконакопления и захоронения растительных остатков. В начале мелового периода решающее значение имели вертикальные движения по системам разломов на окраинах континентов — обрушение окраин, ставших ареной чрезвычайно мощного осадконакопления. В окраинных морях и на приморских низменностях отлагались так называемые вельдские фации, преимущественно дельтовые осадки, содержащие остатки растений, снесенных с прилежащей суши. Почти непрерывной полосой развиты они по обе стороны Атлантики от Британских островов до южной оконечности Африки — м. Игольного и от Гренландии до Огненной Земли, вдоль побережий Сомали и Мозамбика, п-ова Кач и Бенгальского залива, отдельными пятнами по Тихоокеанскому кольцу — в Приохотье, Приморье, Корее, на Японских островах, вокруг Южно-Китайского и Тасманова морей, в Калифорнии и на о-ве Александра в Антарктике, а также на северном склоне Аляски и арктических архипелагах — на Шпицбергене, Земле Франца-Иосифа и Новосибирских островах. Именно в этих отложениях найдены остатки древнейших покрытосеменных — древесина, листья, цветки, плоды и пыльцевые зерна. Наиболее крупные местонахождения, давшие богатый палеофлористический материал, содержатся в классиче-

ском английском вельде, свите Коме Западной Гренландии, серии Потомак американского штата Мэриленд, в Португалии, титон-альбской толще п-ова Кач (западное побережье Индии), никанской серии Южного Приморья, свите Кунвара Юго-Восточной Австралии, свите Шаста Калифорнии, Фоссил-Блафф на антарктическом о-ве Александра [Красилов, 1967; Berry, 1911; Douglas, 1969; Fontaine, 1899; Heer, 1880; Oishi, 1940; Seward, 1894—1895; Sitholey, 1954; Teixeira, 1948; Walkom, 1919; Ward, 1905; Romero, Archangelsky, 1986].

Другого типа нижнемеловые местонахождения приурочены к внутриконтинентальным рифтовым впадинам, заполненным речными и озерными отложениями. Среди них наиболее важны впадины Забайкалья и Монголии, в которых также известны находки древнейших покрытосеменных [Вахрамеев, Котова, 1977; Krassilov, 1982b], однако они датированы менее достоверно, чем в окраинных бассейнах, где прослои с морской фауной облегчают привязку к международной геохронологической шкале.

Начиная с альбского века, все большее значение приобретают местонахождения, приуроченные к прибрежным зонам внутренних эпиконтинентальных морей, которые заполняли широкие блюдцевидные впадины, возникшие в результате проседания земной коры по "старым швам" — рифтам раннемезозойских эпох. Частые колебания уровня этих мелководных морей приводили к тому, что обширные пространства приморских низменностей то выходили из-под уровня моря, покрываясь растительностью, то снова погружались, поставляя обильный растительный детрит в эстуарии, лагуны, дельтовые протоки. К этому типу относятся крупнейшие местонахождения Западного Казахстана и западных районов Северной Америки, давшие обильный листовой материал и остатки репродуктивных органов среднемеловых и более поздних цветковых, в том числе самые древние цветки и соцветия [Вахрамеев, Красилов; 1979; Dilcher, 1979].

В европейские бассейны поступал преимущественно мелкий детрит с островной суши и двух относительно крупных массивов — Богемского и Скандинавского. Пресноводные и прибрежно-морские отложения по периферии этих массивов содержат разнообразный карпологический материал [Knobloch, Mai, 1986], среди которого в последнее время обнаружены уникальной сохранности цветки [Friis, 1985].

На южных континентах местонахождения этого типа не столь многочисленны из-за меньшего распространения эпиконтинентальных морей. Относительная бедность позднемеловых макрофлор компенсируется большим объемом палинологических исследований, охватывающих как континентальные, так и морские отложения. Пыльца меловых покрытосеменных содержится не только в окраинных, но и в центральных областях океанов, отложения которых вскрыты глубоководным бурением.

Богатые пыльцевые комплексы в ряде случаев получены из отложений геосинклинальных зон — вулканических островных дуг с обрамляющими их глубоководными желобами, развитых главным образом в пределах Тихоокеанского и Тетического поясов. Вулканический и кластический материал, отлагаемый турбидными потоками на склоне островной дуги, содержит главным образом мелкий растительный детрит, например остатки плодов и семян в альпийском и карпатском флише [Knobloch, Mai, 1986], реже стволы деревьев и листья, как в местонахождениях Малой Курильской гряды [Красилов и др., 1987].

Оценивая полноту палеонтологической летописи мелового периода, следует сразу же отметить, что сейчас уже нет белых пятен, столь обширных во времена Ч. Дарвина и позволявших помещать гипотетических предков покрытосеменных в какую-то еще не изученную область. Все континенты и даже океаны покрыты довольно густой сетью местонахождений крупномерных остатков и палинологического опробования. В то же время изученность меловых флор

весьма неравномерна. Богатейшие материалы, собранные во второй половине XIX и начале XX в., пока подверглись лишь выборочному переизучению с использованием современных палеоботанических методов. В прошлом коллекционеры нередко игнорировали мелкие неприметные остатки. Недавние находки ископаемых цветков в известных более века местонахождениях Западной Европы и Северной Америки показали, как мало мы еще знаем "классические" ископаемые флоры, не говоря уже об открытых в последние годы.

ОСТАТКИ ПОКРЫТОСЕМЕННЫХ В ОТЛОЖЕНИЯХ МЕЛОВОЙ СИСТЕМЫ

Палеоботаник чаще всего имеет дело с разрозненными органами, отделившимися от растения в процессе его жизнедеятельности (листопад, веткопад, рассеивание пыльцы, плодов, семян, отделение пустых стробилов и частей цветка, неопыленных семяпочек, цветков в результате реакции несовместимости и т.п.) или после гибели. Частые находки осевых органов в палеозойских местонахождениях и их относительная редкость в более поздних свидетельствуют о том, что со временем возрастала доля растительного материала, поступившего в захоронение в результате функционального отделения частей. На вероятность захоронения все больше влияли такие факторы, как листопадность, пыльцевая продуктивность, связанная со способом опыления, стратегия распространения плодов и семян. Эти факторы могли существенно сказаться на полноте летописи ранних покрытосеменных: если они были вечнозелеными энтомофильными растениями, то не приходится удивляться редкости их остатков.

По встречаемости среди ископаемых органов покрытосеменных на первом месте стоит пыльца, затем следуют листья, плоды, древесина и цветки. Известны находки побегов с листьями и цветками, цветков с сохранившейся пыльцой, но они чрезвычайно редки. В большинстве случаев приходится реконструировать связи между органами, опираясь на повторяющееся совместное нахождение, сходство эпидермальных признаков или соответствие органам близкого современного вида [Красилов, 1972б]. Сейчас уже никто не сомневается в принадлежности одному растению листьев Trochodendroides и соплодий Nyssidium—Trochodendrocarpus, встреченных совместно в десятках местонахождений. Сохранившиеся в одном слое листья и головки, порознь сходные с соответствующими органами платана, скорее всего, относятся к одному виду платаноидных растений, хотя такого рода сопоставления таят в себе опасность недооценки эволюционной рекомбинации признаков. В результате длительного и не всегда удачного опыта палеоботанических реконструкций сложилась практика раздельного классифицирования органов разных категорий, которые лишь в исключительных случаях могут быть описаны под одним названием.

ДРЕВЕСИНА

В меловых отложениях окаменелая древесина двудольных встречается гораздо реже, чем аналогичные остатки хвойных. Кроме того, часть находок происходит из осыпей или вторичных скоплений и неточно привязана к разрезу. Благодаря хорошей сохранности анатомической структуры окаменелая древесина дает разнообразную информацию эволюционного и палеэкологического характера. Однако широкая конвергенция ксилемных признаков в ряде случаев не позволяет с уверенностью определить ее принадлежность покрытосеменным, не говоря уже о порядках. В особенности это относится к гомоксильной древесине из меловых и более древних отложений, описанной Б. Сахни как Homoxylon и впоследствии переименованной в Sahnioxylon. Индийские виды этого рода сопоставимы как с гомоксильными двудольными, так и с Bucklandia из беннеттитовых. А.А. Яценко-Хмелевский и И.А. Шилкина [1964] считают наиболее ха-

рактерным для рода Sahnioxylon сочетание лестничной и окаймленной купрессоидной поровости, рассматривая его как предковый по отношению к покрытосеменным с гомоксильной древесиной. М. Салар, писавшая Sahnioxylon из триаса Новой Каледонии, отмечает сходство с Trochodendron, Tetracentron и Drimys, хотя в то же время не исключает родства с беннетитами [Salard, 1968]. М. Нисида указывает следующие отличия гомоксильных двудольных от беннетитов: 1) сердцевина диаметром менее 10 мм из одной паренхимы или также с секреторными клетками, сопоставимыми по величине с паренхимными, реже с группами секреторных клеток, как у Drimys (у беннетитов диаметр сердцевины более 20 мм, секреторные каналы с эпителиальными клетками или без них, развита внутренняя перидерма); 2) окаймленные поры на радиальных стенках трахеид свободные в отличие от сближенных у беннетитов, могут быть развиты спиральные утолщения, как у Tetracentron; 3) лучи одно-, дву- и многорядные с длинными окончаниями, нехарактерными для беннетитов [Nishida, 1974]. По этим признакам он относит к двудольным не только Tetracentronites из мела Японских островов, но и некоторые юрские Homoxylon (Sahnioxylon) из Средней Азии, по мнению других исследователей [Яценко-Хмелевский, Шилкина, 1964] скорее принадлежащие голосеменным.

Несколько типов древесины из апта (Гринсенд) Англии долгое время считались первыми достоверными остатками двудольных [Stopes, 1912, 1915]. Часть из них сопоставима с Ternstromiaceae и Dipterocarpaceae, другие — с сережкоцветными. Однако, поскольку они описаны по давним музейным коллекциям, нет полной уверенности в правильности их стратиграфической привязки. Довольно часты находки древесины в альбе Северной Америки [Serlin, 1982b; Thayn et al., 1983, 1985]. Среди них примечателен Icacynoxylon pittiense из свиты Седар Маунтин западных штатов, первый представитель рода, описанного И.А. Шилкиной из кайнозойских отложений. Впечатление глубокой древности Icacinaceae, складывающиеся на основании этой находки и нижнемеловых плодов (см. ниже), может, однако, оказаться ошибочным, поскольку сходное строение древесины имеют современные Platanaceae и третичный Plataninium Unger, отличающийся только строением лучей [Thayn et al., 1985]. Лестничные перфорационные пластинки сосудов с большим, до 30, числом пор более примитивны, чем у современных платановых (не более 20 пор).

Описанный из того же альбского местонахождения Paraphyllantoxylon utahense имеет как лестничные, так и поровые перфорационные пластинки и относится к роду, который наиболее широко представлен в мелу и палеогене Северной Америки, а также известен из мела Южной Африки [Mädel, 1962; Thayn, Tidwell, 1984]. Сопоставление с Glochidion, Euphorbiaceae — не единственный вариант, поскольку сходное строение древесины встречается во многих семействах, в том числе у Platanaceae (Altingia) и Lauraceae. Отмечу, что достоверные Euphorbiaceae появляются лишь в среднем эоцене [Crepet, Daghlian, 1982].

Наиболее крупные экземпляры Paraphyllantoxylon — до метра в диаметре — описаны из турона Алабамы [Cahoon, 1972]. Сенонские остатки древесины таксономически разнообразны: в маастрихте Калифорнии насчитывается около 50 видов [Page, 1981]. Среди них были как кустарники, так и крупные деревья.

Обзор индийских и дальневосточных находок содержится в работе У. Пракаша [Prakash, 1965]. Наиболее древние из них, по-видимому, сенонские, включая Ficoxylon saurinii из Кампучии [Boureau, 1950], Saururopsis niponensis, Juglोxylon homaoanum, Casuaroxylon japonicum и другие виды, описанные с Японских островов [Stopes, Fujii, 1911; Shimakura, 1937].

Древесные однодольные в мелу достоверно представлены лишь пальмами, древесина которых (Palmoxylon) описана из кампана США [Berry, 1916].

ЛИСТЬЯ

До появления палеопалинологии листья были наиболее распространенными остатками ископаемых покрытосеменных. Впечатление внезапного появления этой группы растений в палеонтологической летописи связано с массовыми скоплениями листьев в сеноманских и более поздних отложениях Европы и Северной Америки. Листья двудольных и современных видов Gnetum не имеют существенных морфологических различий, поэтому нельзя категорически исключить принадлежность некоторых ископаемых ангиоспермоидных листьев гнетовым. В частности, Э. Берри рассматривал возможность отнесения к гнетовым листьев из нижнего мела серии Потомак [Berry, 1911]. На практике, однако, подобные предположения не подтверждаются, и в то время как существование меловых двудольных доказано, никаких конкретных данных о меловых гнетовых с ангиоспермоидными листьями пока нет.

Начало изучения меловых листьев относится к первой половине XIX в., когда представление о вымерших растениях еще не утвердилось. Естественно, что их относили к современным родам, нередко с добавлением "ites", "oides" или "phyllum" для обозначения ископаемого материала. Сопоставления производились большей частью без учета изменчивости листьев, и формы, связанные морфологическими переходами, нередко попадали в разные семейства или даже порядки. Все это создавало преувеличенное впечатление разнообразия меловых цветковых и их близости современным, еще не вполне изжитое ботаникой наших дней. Морфологические и кутикулярные иследования последних десятилетий показали ошибочность многих сопоставлений с современными цветковыми [Красилов, 1969; Krassilov, 1973a] и необходимость морфологической классификации ископаемых листьев по типу принятой сейчас для ископаемых спор и пыльцы [Hughes, 1976]. Такая классификация была разработана автором [Krassilov, 1977a; Красилов, 1979; см. также: Spicer, 1987] и ниже приводится с некоторыми изменениями. В частности, выделена группа Ranunculifolia, включающая роды, относимые ранее к Nymphaefolia и Ficofolia.

Ошибочность большинства сопоставлений на родовом уровне в работах авторов XIX — начала XX в., не проводивших детальных морфологических исследований, не означает, что родовая принадлежность ископаемых листьев вообще не может быть определена или что листовые признаки не имеют таксономического значения. В пределах многих семейств и порядков листовые признаки достаточно устойчивы и на практике широко используются в таксономии. Выделение морфологических групп, примерно соответствующих морфотипам листьев, наиболее характерных для порядков современных покрытосеменных, имеет, таким образом, определенное филогенетическое значение. Диагнозы формальных родов (морфотипов) приведены в моей работе [Красилов, 1979]. Чтобы избежать недоразумений, напомню, что законность родовых названий не зависит от их этимологии: название Araliaephyllum, например, отнюдь не означает, что мы имеем дело с листьями аралии или аралиевых.

Ranunculifolia. Листья простые и сложные с эллиптической, яйцевидной, обратнояйцевидной, почковидной пластинкой, частью щитовидные с пронзенным основанием, цельные или лопастные. Жилкование пальчатое или пальчато-перистое, актинодромное и акродромное. Морфотипы Cissites Debey in Cappellini et Heer, Cocculophyllum Velenovsky, Macclintockia Heer, Menispermites Lesquereux, Populophyllum Fontaine, Proteaephyllum Fontaine, Prototrochodendroides Budantsev at Kiritchkova, Vitiphyllum Fontaine, возможно, Liriophyllum Lesquereux (рис. 39).

К этой группе отнесены листья древнейших покрытосеменных из аптских и альбских отложений Северной Америки (серия Потомак, апт—нижний альб), Западного Казахстана (местонахождения Караче-Тау и Кызыл-шен, чушкакульская флора среднего альба), Южного Приморья (северосучанская свита, апт —

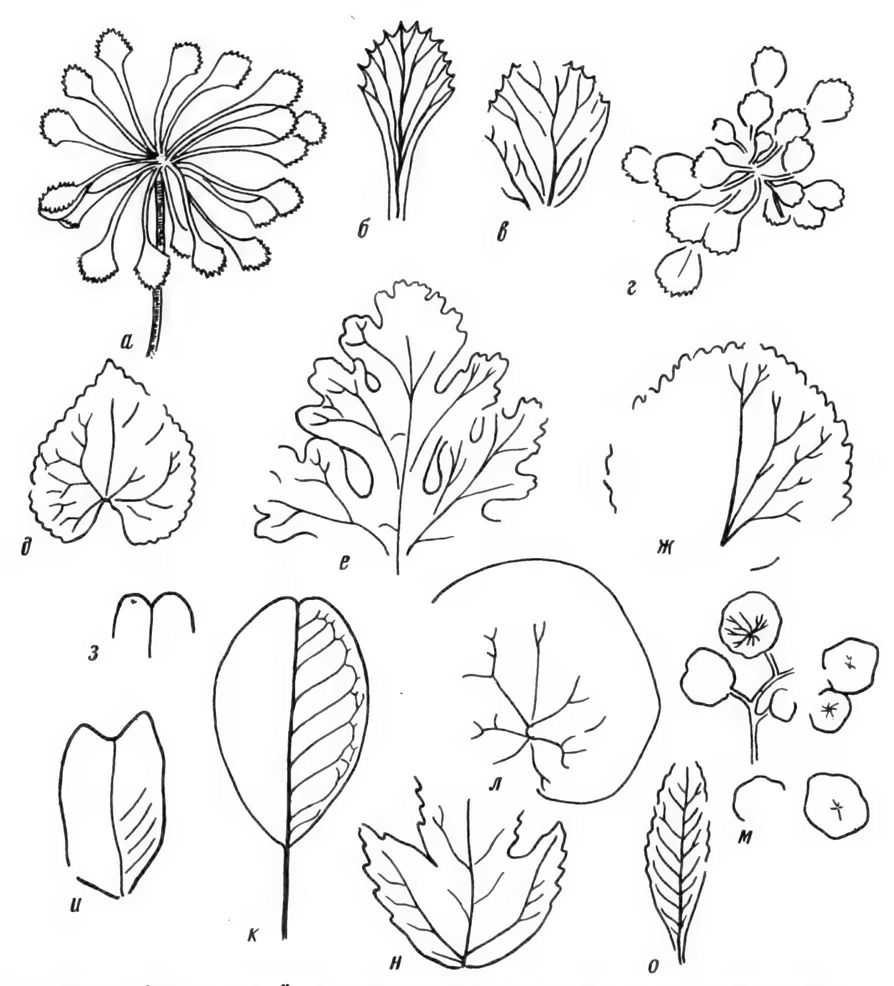


Рис. 39. Листовые формы древнейших покрытосеменных в сопоставлении с современными

а—ж — ранункулоиды: *а, б* — Circaeaster, современный, *в, г* — Quereuxia, *д* — Populophyllum, *е* — Vitiphyllum, *ж* — Proteaephyllum, нижний мел Сев. Америки; *з—к* — лавроиды: *з, и* — Liriodendropsis, нижний мел Сев. Америки, *к* — Drimys winteri, гербарный экземпляр; *л, м* — нимфоид Nelumbites, нижний мел Колымы; *н* — гамамелиоид "Aralia" lucifera, нижний мел Приморья; *о* — мирикоид Dicotyphyllum pusillum, нижний мел Забайкалья [Goldberg, 1986; Красилов, 1979; Hickey, Doyle, 1977; Samylina, 1968; Krassilov, 1977a; Вахрамеев, Котова, 1977, с уточнениями по голотипу]

нижний альб, френцевская и галенковская свиты, нижний альб), бассейна р. Колымы (топтанская и омсукчанская свиты, альб), нижнего альба Крыма и других местонахождений [Fontaine, 1899; Berry, 1911; Криштофович, 1929; Вахрамеев, 1952; Самылина, 1960; Samylina, 1968; Киричкова, Буданцев, 1967; Красилов, 1967, 1985; Hickey, Doyle, 1977; Upchurch, 1984]. По странному стечению обстоятельств сходство с листьями Ranunculales было распознано только в случае Menispermites, остальные морфотипы, включая "Cissites", весьма характерный для современных Trollius, Aconitum, Anemone и других лютиковых, сопоставлялись с современными видами из других порядков. В моей классификации [Красилов, 1979] они были большей частью включены в Nymphaefolia.

Находка Cissites cf. parvifolius, листьев из чушкакульских отложений Западного Казахстана, в соединении со стеблем, несущим соплодия Caspiocarpus (см. ниже), укрепляет предположение о связи этого морфотипа (и мало отличающегося от него Vitiphyllum из серии Потомак со сложнолопастной пластин-

кой) с Ranunculales [Вахрамеев, Красилов, 1979]. Между лопастными ранункулифиллами и формами с цельной кордатной или щитовидной пластинкой типа Menispermites, Proteaephyllum и Populophyllum существуют морфологические переходы. В частности, "Populus" potamocensis Ward из серии Потомак представляет собой мелколистный вариант Menispermites, как и близкие к нему "Trochodendroides" из альба Ленского бассейна [Киричкова, Буданцев, 1967] и "Cercidiphyllum" potomacense из среднего альба Казахстана. У потомакских листьев отмечены такие признаки, как неясно обособленный черешок и "дезорганизованное" жилкование — неравномерно расставленные вторичные жилки, неправильная сеть третичных с разновеликими ячейками, — характерные, по мнению Л. Хикки [Hickey, 1973], для первичных покрытосеменных. Напомню в этой связи, что среди современных Ranunculales есть еще более "примитивные" листовые формы с открытым жилкованием (Kingdonia, Circaeaster).

Liriophyllum из сеномана США — двухлопастные листья с вильчатой средней жилкой, причем в основании вилки пластинка не развита [Dilcher, Crane, 1984]. Аналогичная сегментация пластинки наблюдается у Helleborus foetidus из Ranunculaceae [Rüffle, 1980b]. Эти листья, вероятно, связаны с цветками Archaeanthus (см. ниже).

Ранункулоиды обычно имеют очень тонкую кутикулу, с трудом поддающуюся мацерации. Г.Р. Апчерчу удалось изучить кутикулу Populophyllum reniforme и Menispermites potomacensis из второй зоны (альб) серии Потомак. Оба вида имеют аномоцитные (у первого слегка погруженные) устьица, переходящие в гемипарацитные и парацитные, с неутолщенными побочными клетками, из которых латеральные более специализированы, чем полярные, и неполным кольцом венечных клеток, в основном латеральных. Замыкающие клетки без пластинчатых утолщений, развиты только околоапертурные гребни.

У Menispermites из нового местонахождения на Малой Курильской гряде, относящегося к верхнему маастрихту или данию, строение устьичных аппаратов аномоцитное, побочные клетки не специализированы, клетки верхнего эпидермиса папиллозные. Трахеальные элементы первичных жилок с округлыми или щелевидными порами в сочетании с лестничными и кольчатыми утолщениями — примитивная черта, встречающаяся у архаичных двудольных, гнетовых и беннетитовых (табл. XXI, фиг. 6).

Nymphaefolia. Листья простые, почковидные или щитовидные, нередко с пронзенным основанием. Жилкование от пальчатого актинодромного или акродромного до изогнуто-пальчато-перистого, брохидодромного; высших порядков — неправильно-сетчатое. После исключения ранункулифиллов в этой группе остаются Aristolochites ("Nymphaeites" — род по семенам), Palaeonymphaea, Palaeonuphar, Jonquieria Krassilov, Nelumbites Berry, Limnobiophyllum Krassilov, Quereuxia Kryshtofobich. В раннемеловых сообществах обычны мелкие округло-щитовидные листья Nelumbites (альб Северной Америки, Казахстана, бассейна Колымы), которые в одном случае найдены прикрепленными к тонкому неветвящемуся стеблю [Samylina, 1968]. Жизненная форма этого растения скорее соответствовала Brasenia, чем Nelumbo. Переходные формы между Nelumbites и Menispermites указывают на вероятную связь с Ranunculales (следует учесть, что достоверные Nymphaeaceae появились лишь в конце мелового периода). Строение эпидермиса изучено только для Limnobiophyllum из датских отложений Амурской области, сближаемого с Pistia [Красилов, 1976]. В целом нимфефиллы представляют собой несомненно гетерогенную в таксономическом отношении группу предположительно водных растений с плавающими листьями.

Trochodendroides. Листья простые, эллиптические, яйцевидные, обратнояйцевидные или почти округлые, цельные или лопастные, с цельным, городчатым, пильчатым, часто железистым краем. Жилкование пальчатое, акродром-

ное, палинакродромное, первичные жилки нередко смещенные (отходят очередно через короткие интервалы и дихазиально ветвятся). Этот род включает несколько близких морфотипов и может рассматриваться как морфологическая группа. Для него характерен листовой полиморфизм, породивший множество ошибочных определений — Populus (первоначальное название), Zizyphus, Cocculus, Grewia, Paliurus и др., так что он один мог создать впечатление большого разнообразия современных родов в меловом периоде. Только из цагаянских отложений Trochodendroides описан под десятью родовыми названиями [Красилов, 1976]. Из них лишь Cercidiphyllum действительно близок по общей морфологии листовой пластинки [Буданцев, Мохов, 1986]. Кистевидные и метельчатые соплодия, постоянно сопутствующие Trochodendroides в многочисленных местонахождениях Евразии и Северной Америки (следующий раздел) относят к Hamamelidales или Trochodendrales. Некоторые исследователи видят в них эволюционный прототип соплодий Cercidiphyllum, однако отнесение к этому роду с морфологической точки зрения представляется совершенно неоправданным.

Известно, что листья Trochodendroides развивались на длинных побегах и брахибластах, с чем отчасти связан их полиморфизм (листовой диморфизм в той или иной степени свойствен всем древесным растениям с разнотипными побегами). Как морфология, так и тафономические закономерности однозначно свидетельствуют о листопадности троходендроидных деревьев.

Анатомические сведения весьма скудны — прямостенные эпидермальные клетки, аномоцитные устьица, трахеальные элементы жилок со спиральными утолщениями, крупные секреторные полости в мезофилле. Они не противоречат сопоставлению с Ranunculifolia, среди которых наиболее близкий морфотип "Populus" ("Cercidiphyllum") potomacence из апта — нижнего альба серии Потомак (США) и среднего альба Казахстана может рассматриваться как морфологический предшественник Trochodendroides, появившегося в сеномане (серия Вузбайн, США) и достигшего расцвета в датском веке.

П. Крейн и Р. Стоки описали из палеоцена проростки Trochodendroides (Joffrea) с двумя продолговато-овальными семядолями и тремя парами декуссатных листьев, по форме промежуточных между семядолями и листьями взрослого растения [Crane, Stockey, 1985].

Paeonifolia. Пока в эту группу можно включить лишь листья из среднего альба Казахстана, первоначально описанные под названием "Leguminosites" karatscheensis как сложноперистые [Вахрамеев, 1952]. Пересмотр оригиналов выявил тройчатое расположение листочков, деформированное при захоронении. Форма листочков эллиптическая или обратнояйцевидная, с цельным, слегка волнистым краем, неправильно ветвящимися вторичными жилками, окончания которых выступают в виде микрозубчиков или щетинок по краю. Различимо жилкование высших порядков вплоть до четвертого. Кутикула не сохранилась, но реплика эпидермиса в СЭМ обнаруживает непогруженные устьица в интеркостальных ячейках, изредка под мелкими жилками, ориентированные преимущественно вдоль вторичных жилок, без специализированных побочных клеток. Эти листья сопоставлены с Paeonia caucasica. Их предполагаемая связь с цветками Hyrcantha karatscheensis подтверждает принадлежность Paeoniales.

Rosifolia. Листья сложноперистые, сложнопальчатые, с дихазиальной сегментацией, простые и промежуточные между этими вариантами. Жилкование преимущественно изогнуто-перистое, эукамптодромное или семикраспедодромное, реже гифодромное (вторичные жилки неразличимы). Первичные жилки часто псилобазальные — без пластинки с одной стороны у основания. Морфотипы, известные из меловых отложений, — Anisophyllum Lesquereux, Araliophyllum Ettingshausen, Debeya Miquel (Dewalquea Saporta et Marion), Celastrinites Saporta, Cussoniphyllum Velenovsky, Fontainea Newberry, Halyserites Sternberg, Hol-

lickia Krassilov, Manihotites Berry, Myricaephyllum Fontaine, Sapindopsos Fontaine.

Ранее я выделял Debeya и близкие морфотипы с дихазиальной сегментацией листьев в особую группу Proteaefolia, однако они связаны переходами с простыми листьями Myricaephyllum и сложноперистыми Sapindopsis. Раннемеловые представители группы, описанные из нижнего мела Северной Америки, Крыма, Приморья, Колымы, — это главным образом Celastrinites, мелкие мирикидные листья с зубчато-пильчатым краем (ошибочно относимые к Celastrophyllum Goeppert, роду, предложенному для цельнокрайних листьев) и Sapindopsis — сложноперистые, полиморфные, с низбегающими неравнобокими листочками, нередко сливающимися в лопастную пластинку. Встречаются варианты с дихотомическим и даже дихазиальным членением листовой пластинки [Berry, 1911; Hickey, Doyle, 1977]. В дистальной части строение листа пальчатое, жилкование выглядит актинодромным. Край листочков может быть как цельным, так и зубчатым (S. belviderensis из среднего альба Канзаса). У этих листьев еще наблюдается "дезорганизованное" жилкование, особенно характерное для Celastrinites. На примере Sapindopsis, встречающихся на различных стратиграфических уровнях во второй зоне (альб) серии Потомак, показано развитие более правильной сети третичных жилок в течение альба [Hickey, Doyle, 1977]. Кутикула детально изучена Г.Р. Апчерчем [Upchurch, 1984], указывающим аномоцитное строение устьичных аппаратов, иногда переходящее в гемипарацитное, и несколько типов секреторных образований, в том числе оснований железок с кутикулярным кольцом и расходящимися от него радиальными складками, как у платаноидных листьев (см. ниже). Побочные клетки относительно специализированны, не утолщены, погружены ниже уровня венечных клеток, на периклинальных стенках которых местами заметна радиальная штриховка.

Близко сходное строение устьичных аппаратов имеет группа Debeya—Dewalquea—Maricaephyllum—Dryophyllum, получившая очень широкое распространение, начиная с сеномана, и семофилетически, вероятно, связанная с раннемеловыми Sapindopsis и Celastrinites. Сахалинские и малокурильские виды Debeya имеют сложнопальчатые трех-пятилисточковые гипостомные листья с равномерным распределением (мелкие жилки в строении эпидермиса не выражены) относительно редких аномоцитных устьиц с погруженными побочными. В ряде случаев мощно развито кольцо Флорина с расходящейся от него радиальной штриховкой. На тонкостенных замыкающих клетках резко выделяются околоапертурные гребни. Секреторные образования нескольких типов, основания волосков нередко окружены выступающим кутикулярным кольцом, сходным с кольцом Флорина на побочных клетках устьичных аппаратов [Красилов, 1979]. Простые листья Myricaephyllum и Dryophyllum морфологически и по эпидермальным признакам сходны с листочками Debeya, и предположение Л. Рюффле о их принадлежности одному морфотипу [Rüffle, 1980a] не лишено оснований.

Я считал этот весьма пластичный морфотип, способный дать несколько вариантов сложных и простых пластинок, исходным для двудольных и связанным через Sujfunophyllum из нижнего мела Приморья — дихоподиально рассеченные листья с открытым жилкованием [Красилов, 1967] — с раннемезозойской группой Scoresbya—Imania (гл. 3). Близкая точка зрения была высказана Э. Кноблохом [Knobloch, 1978]. Строение устьичных аппаратов было описано мною как генерализованное, не проявляющее специфического сходства ни с одной из групп цветковых [Krassilov, 1973a]. Однако более детальные исследования показали стоматографическое сходство комплекса Sapindopsis—Debeya—Myricaephyllum с Juglandales, Hamamelidales (в частности, с меловыми платаноидами), Sapindales, Rutales, Martales и другими розоидными порядками [Rüffle, 1977; Upchurch, 1984]. В настоящее время есть основания рассматривать этот комплекс как базовый в адаптивной радиации Myricales—Juglan-

dales—Rosidae, возможно связанный с палинологическим комплексом Normapolles, имеющим такое же географическое распространение. Одна из производных групп, возможно давшая начало современным Sapindales, представлена Hollickia ("Rulac") — сложными непарноперистыми листьями с лопастными листочками и краспедодромным жилкованием [Красилов, 1979], распространенными в сеноне северной части Тихоокеанского пояса.

Platanifolia. Листья простые, крупные, широко(обратно)яйцевидные, щитовидные, лопастные или цельные, с крупнозубчатым краем. Жилкование пальчато-перистое, часто супрабазальное (сильные базальные жилки отходят выше основания, снабжаемого короткими и инфрабазальными), краспедодромное и смешанное кампто-краспедодромное. Основные морфотипы — Credneria Zenker, Protophyllum Lesquereux, Grewiopsis Saporta. Различают еще ряд формальных родов, главным образом по форме основания листа [Буданцев, 1983]. Ранними представителями группы могли быть мелкие трех-пятилопастные листья типа "Aralia" licifera из апта и нижнего альба Приморья [Криштофович, 1929; Красилов, 1967; Krassilov, 1977a]. Типичные платаноиды появляются в позднем альбе и, начиная с сеномана, играют заметную роль во всех ископаемых флорах Голарктики. Их нередко относят к современному роду Platanus, что не лишено некоторых оснований, поскольку сходство проявляется не только в общей морфологии листа, но и в строении эпидермиса. Характерны более или менее извилистые стенки клеток, крупные трихомы, сидящие на нескольких эпидермальных клетках, окруженные в основании кутикулярным кольцом и радиальными складками, частые, слегка погруженные устьица в интеркостальных ячейках нижнего эпидермиса. Устьичные аппараты циклоцитные, с узкими извилистыми побочными клетками, на которых нередко видна радиальная штриховка (табл. XXVI, фиг. 3). В ряде случаев вполне достоверно устанавливается связь с платаноидными пестичными и тычиночными головками (на материале из Амурской области, Казахстана и других мест; см. раздел "Цветки"). Однако того же типа листья сочетались с пестичными головками Steinhauera, строение которых ближе к Hamamelidaceae, чем Platanaceae [Красилов, 1976]. По-видимому, они были свойственны нескольким группам ранних Hamamelidae.

Группа Viburnifolia с основным родом Viburniphyllum Nathorst ("Viburnum" в большинстве монографических обработок меловой флоры) морфологически связана с Platanifolia, отличаясь от нее главным образом более сложной зубчатостью края и сложнокраспедодромным жилкованием.

Также производной от платаноидов представляется мне группа Betulifolia, включающая Betulites Goeppert, Alnites Hisinger и Corylites Gardner. Мелкие платаноидные листья нередко относят к "Betulites", морфотипу, отличия которого от настоящих бетулоидов, появившихся в конце мела, не всегда ясны. Corylites встречается в маастрихте Северо-Восточной Азии, но более характерен для переходных отложений мела—палеогена, где вместе с ним найдены плодовые обвертки, подтверждающие принадлежность Betulaceae [Красилов, 1979, табл. 37].

Legumifolia. Сложные листья с цельными и двухлопастными цельнокрайними листочками. Жилкование перистое, эукамптодромное и брохидодромное. Морфотип Liriodendropsis Newberry (Dalbergites Berry) встречается, начиная с верхнего альба или сеномана, и постоянно представлен в сенонских флорах. Для альбских форм типа "Leguminosites" karatscheensis (родовое название в данном случае не подходит, так как предложено для семян бобовых) показана связь с Paeoniales, а не Fabales (см. Paeonifolia). Серьезных доказательств принадлежности бобовым нет и для других меловых Liriodendropsis. В частности, некоторые описанные под этим названием экземпляры из альба—сеномана [Hickey, Doyle, 1977, рис. 59] похожи на выемчатые листья современной Degeneria vitiensis Bailey et A.C. Sm. (см. рис. 39).

Liriophyllum sakhalinense Krysht. из сенона Сахалина ряд исследователей относили к Bauhinia (листья этого современного рода бобовых состоят из двух сросшихся листочков). Д. Дилчер и Р. Крейн, пересмотревшие типовой материал Liriophyllum из верхнего мела США, исключили сахалинский вид, который отличается от американских главным образом менее тчетливой дихотомией средней жилки в синусе между лопастями. Однако в остальном сходство настолько велико, что окаймленность синуса можно рассматривать как производный признак — результат разрастания пластинки. Liriophyllum в настоящей работе сближается с ранункулоидами (см. выше).

Первые достоверные находки Fabales с характерным строением эпидермиса (Papilionaceophyllum kryshtofovichii) происходят из отложений датского яруса [Красилов, 1976].

L a u r i f o l i a. Листья простые, цельные или трехлопастные, большей частью цельнокрайние, изредка с дистально-зубчатым краем. Жилкование изогнуто-перистое, изогнуто-пальчато-перистое, эукамптодромное, нередко с краевой (инфрамаргинальной) жилкой. Сеть жилок высших порядков неправильно-ортогональная и ортогональная. Морфотипы — Araliaephyllum Fontaine (Araliopsis Saporta et Mation, Lauraceaephyllum Koch, Sachalinella Imkhanitskaya, Sassafrophyllum Velenovsky), Daphnogene Unger (Cinnamomphyllum Kräusel et Weyland), Eucalyptophyllum Fontaine, Ficonium Ettingshausen (Ficophyllum Fontaine), Laurophyllum Goeppert, Magnoliaephyllum Seward, Proteoides Heer (Rogersia Fontaine), возможно, Liriodendropsis Newberry.

Лавролистные формы встречаются в различных семействах, определить их систематическое положение довольно сложно, однако детали жилкования и строение эпидермиса подтверждают принадлежность большинства меловых лавроидов порядку Laurales. Среди ранних представителей группы из апта—нижнего альба серии Потомак встречались листья с "дезорганизованным" жилкованием, как у Rogersia и Ficophyllum, но здесь же появляется Eucalyptophyllum с более регулярной сетью жилок высших порядков и краевой жилкой [Doyle, Hickey, 1972; Hickey, Doyle, 1977]. Laurophylum из нижнего альба Приморья [Красилов, 1967; Krassilov, 1977a] также имеет вполне развитую сетчатость жилок высших порядков. Устьица Eucalyptophyllum погруженные, большей частью парацитные и гемипарацитные, изредка переходящие в аномоцитные и циклоцитные (характерна неустойчивость стоматографических признаков) [Upchurch, 1984]. У более поздних лавроидов устьица постоянно парацитные, с редкими отклонениями. По строению эпидермиса достоверно устанавливается принадлежность Laurales листьев типа Proteoides и Araliaephyllum ("Aralia") polevoi из верхнего мела Сахалина [Krassilov, 1973; Красилов, 1979], Daphnogene и других циннамомоидных форм [Kvaček, Knobloch, 1967; Nemejc, Knobloch, 1976], а также разнообразных Laurophyllum, некоторые из которых обнаруживают несомненное сходство с современными Lauraceae.

Крупные листья типа Magnoliaephyllum с постоянными межвторичными жилками встречаются главным образом с сеномана, но в основном из сенонских и более поздних отложений. Сеноманские листья из свиты Дакота (США), описанные под множеством названий (Andromeda, Diospyros, Ficus, Salix и т.д.). имеют узкоовальную или ланцетовидную кожистую пластинку с оттянутым кончиком, низбегающую на черешок. В средней жилке различимы отдельные проводящие пучки. Вторичные жилки брохидодромные, устьица парацитные, с пластинчатыми утолщениями замыкающих клеток (Retallack, Dilcher, 1981c]. Они по всем признакам соответствуют многочисленным Laurophyllum из более молодых отложений.

О д н о д о л ь н ы е. Листья с морфологическими признаками однодольных известны из самых древних отложений, содержащих остатки покрытосеменных. Из нижнего мела — предположительно позднего неокома — Монголии опи-



Рис. 40. Типы листьев меловых цветковых

а — Aenigmatophyllum; *б* — Pandanophyllum; *в* — Acaciaephyllum, *г* — Plantaginopsis; *д* — Conospermites [Givulescu, 1982; Криштофич, 1929; Hickey, Doyle, 1977; Knobloch, 1978]

сан Graminophyllum primum [Krassilov, 1982] — членистый стебель с влагалищными лигулятными параллельно-нервными листьями, у которых различимы щетинистые ушки на влагалище. В апте Приморья найден (среди обычных мезозойских растений) Pandanophyllum ahnertii [Криштофович, 1929; Krassilov, 1977a] — линейные листья с шипиками по краю. Кроме Pandanales, сходные листья встречаются у Bromeliales (рис. 40).

Потомакские "однодольные": Acaciaephyllum spatulatum Fontaine — тонкие, вероятно, травянистые побеги с влагалищными узкоэллиптическими листьями и сходящимися у верхушки акродромными жилками [Doyle, 1973], Plantaginopsis marylandica Fontaine — розетка обратноланцетовидных явно филлоидных листьев с несколькими параллельными, слегка расходящимися жилками и Alismaphyllum victormasonii (Ward) Berry — стреловидный лист с кампилодромным жилкованием [Fontaine, 1899; Berry, 1911; Hickey, Doyle, 1977] — независимо от их принадлежности однодольным или двудольным несомненно свидетельствуют о существовании в апте—альбе травянистых форм. Часть из них безусловно принадлежит цветковым, но происходит из более молодых отложений. Palmoxylon — древесина пальмы из средней юры штата Юта (США) — в действительности происходит из кайнозойских отложений. Крупные лентовидные листья с параллельными жилками из сеноманских и более поздних местонахождений нередко относят к хвойным, описывая под названиями Podozamites, Dammarophyllum, Krannera и др. Они характерны для сеномана Чехословакии, США, Гренландии, сенона Казахстана и Сахалина [Криштофович, Байковская, 1960; Шилин, Романова, 1978; Berry, 1916; Seward, 1926; Velenovsky, 1889]. В казахстанском местонахождении Талдысай (сантон—кампан) листья Dammarophyllum latipennis встречены вместе (нередко на одном штуфе породы) с цветками однодольных Taldysaja [Krassilov et al., 1983]. В том же местонахождении известны очень редкие бамбукоидные листья Hedychiophyllum (Cannophylites) sarysuensis [Шилин, 1986].

В сеномане Чехословакии, кроме похожих на Dammarophyllum остатков "Arundo", "Bambusium" и др., встречены очень своеобразные перистые листья Conospermites с супротивными линейными, суженными к основанию листочками и параллельными жилками, соединенными косыми анастомозами [Knob-

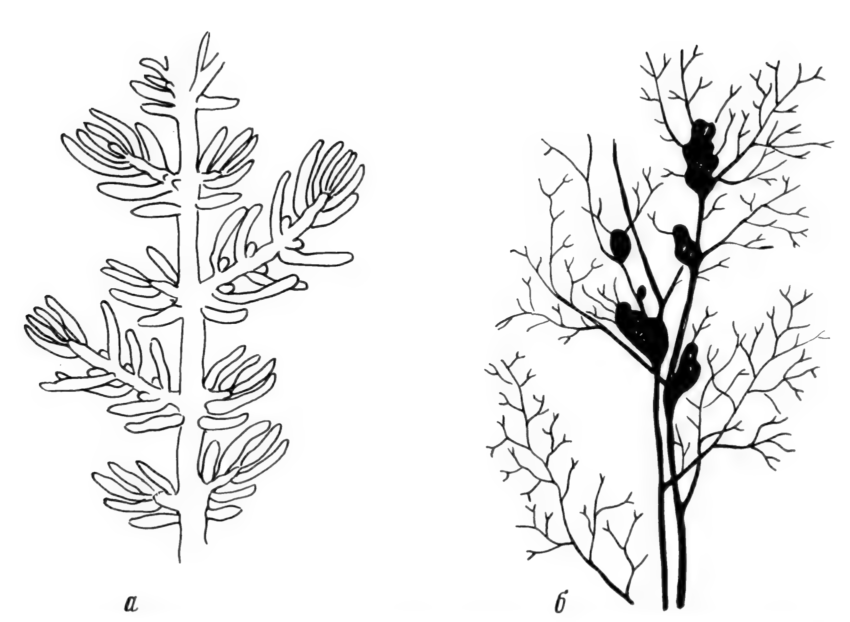


Рис. 41. Проблематичные ангиоспермоидные водные формы из нижних горизонтов мела
а — Montsechia; *б* — Montsechites ("Ranunculus") [Blanc-Louvel, Barale, 1983; Blanc-Louvel, 1984]

loch, 1978]. Хотя их систематическое положение неизвестно, родство с однодольными (Cyclanthaceae?) представляется мне наиболее вероятным.

Пальмы — единственная современная группа однодольных из меловых отложений (исключая поздний маастрихт). Листья Sabalites и Geonomites описаны из кампана США (свита Маготи), Ванкувера и Японских островов [Berry, 1916; Bell, 1957; Oyama, Matsuo, 1964].

Остатки листьев злаков, осок, рогоза (Phragmites, Poacites, Cyperacites, Typha) появляются в конце сенона [Шилин, Романова, 1978] и получают широкое распространение в датском веке. Из отложений этого возраста известны также листовые остатки Potamogetonaceae, Hydrocharitaceae, Araceae [Красилов, 1976] и Zingiberaceae [Hickey, Peterson, 1978], тогда как предполагаемые Zosteraceae из мела Японии, по-видимому, недостоверны [Daghlian, 1981].

Проблематичные морфотипы. Хотя охарактеризованные выше листовые морфотипы в той или иной степени проблематичны, все же представляется целесообразным выделить необычные формы, не укладывающиеся в предлагаемую классификацию. Их принадлежность покрытосеменным не всегда достоверна.

Montscechia vidalii из берриаса Испании — предположительно водное растение с пазушно ветвящимися побегами, тонкие конечные веточки которых несут короткие линейные листья в пучках или мутовках, как у Hippuris. Устьица непогруженные, аномоцитные, с большим числом побочных клеток [Blanc-Louvel, Barale, 1983]. Мне представляется, что это своеобразное растение могло быть связано с Hirmerellaceae как особая жизненная форма древних гнетовых, приспособившихся к водному образу жизни (рис. 41).

Sujfunophyllum из нижнего мела Приморья [Красилов, 1967] — мелкие пальчато-перистые лопастные листья изменчивых очертаний, сегментированные в соответствии с неравно-дихотомическим ветвлением первичных жилок, приближающимся к дихоподиальному. В местах ветвления пластинка обычно не развита на акроскопической стороне первичных жилок. Вторичные жилки с редкими анастомозами. Этот морфотип может рассматриваться как переходный от ран-

немезозойских Scoresbya и Imania (гл. 3) к ангиоспермоидным Halyserites [Knobloch, 1978] и Debeya. К той же группе, по-видимому, относится Baikalophyllum lobatum из нижнего мела Забайкалья [Бугдаева, 1983], отличающийся более правильной лопастностью и волосовидными окончаниями краевых зубчиков. У него описаны аномоцитные моноциклические устьица с пластинчатыми утолщениями замыкающих клеток.

Близкий по характеру жилкования Dicotylophyllum sp. из чешского сеномана [Knobloch, 1978] примечателен вееровидной формой листьев, рассеченных, как у гинкго, на две половинки, в свою очередь лопастные. Среди покрытосеменных этот морфотип можно сопоставить с Kingdonia (Ranunculaceae), имеющей открытое жилкование с отдельными анастомозами.

Dicotylophyllum pusilum из нижнего мела Забайкалья — один из наиболее древних ангиоспермоидных листовых остатков [Вахрамеев, Котова, 1977], очень мелкий, шириной 8 мм, ланцетовидный лист или листочек с камптодромными вторичными жилками. Следов третичных жилок не обнаружено. Край, по моим наблюдениям, зубчато-городчатый — особенность, не отмеченная в первоописании и, возможно, указывающая на связь с ранними розоидами из группы Celastrinites.

Aenigmatophyllum из верхнего мела Европы — дваждыперистый лист с промежуточными перышками на рахисе, сопоставляемый с современным родом Lyonothamnus [Givulescu, 1982], но сходный и с мезозойскими цикадофитами. Отдельные перья соответствуют листу Comptonia (Myricaceae). Не исключено, что меловые "Comptonia" и "Dryandra", известные по обрывкам листьев, в действительности относятся к Aenigmatophyllum или близкому морфотипу. Если родство с Myricales подтвердится, то будет получен еще один пример перехода (параллельно Debeya—Myricaephyllum) от сложных листьев к простым в этой группе.

Tenuiloba — лист, рассеченный на тонкие линейные лопасти с абаксиальными устьичными желобками, сопоставляется с Grevillea [Serlin, 1982b].

Mgatschia -- длинночерешковый пальчаторассеченный лист с перистораздельными лопастями и краспедодромным жилкованием [Красилов, 1979], сочетающий признаки ранункулоидов (Delphinium) и розоидов (Potentilla).

Затруднения в классификации этих форм отчасти, может быть, связаны с их промежуточным положением между проангиоспермами и покрытосеменными или крупными группами последних.

ЦВЕТКИ И СОЦВЕТИЯ (СОПЛОДИЯ)

В соответствии с традиционной классификацией покрытосеменных флоральные признаки имеют первостепенное значение. В сущности, только находки цветков дают достоверное представление о таксономической дифференциации ранних цветковых. Однако неполнота сохранности подчас вызывает затруднения интерпретационного характера, препятствуя выявлению таксономических и филогенетических связей. Предлагаемую здесь классификацию меловых цветков, не всегда совпадающую с представлениями автора того или иного рода, следует рассматривать как сугубо предварительную. Наряду с цветками в нее включены соплодия с остающимися цветочными органами (дисперсные плоды и семена классифицируются по другому принципу и рассмотрены отдельно).

R a n u n c u l a n t h e a. Эта морфологическая группа включает многолистовки со спирально расположенными карпелями, вентрицидными, содержащими анатропные семяпочки на краевой или базальной плаценте.

Caspiocarpus Krassilov et Vachrameev из среднего альба Казахстана [Вахрамеев, Красилов, 1979; Krassilov, 1984] представляет собой ветвящийся побег с тонкой желобчатой осью, несущий терминальные метельчатые соцветия (соплодия), на одной из ветвей (левой на табл. XXII, фиг. 1, рис. 42) в 5 мм выше листового



Рис. 42. Caspiocarpus, древнейший ранункулоид

а — побег с пестичными метелками и листьями; *б* — раскрывшаяся листовка; *в* — двупокровная семяпочка; *г* — розоид Asterocelastrus cretacea из сеномана ЧССР, реконструкция Б. Пацлтовой и автора

узла с двумя супротивными листьями типа Cissites. Метелка трехчастная, с боковыми короткими коническими и центральной длинной, почти цилиндрической частями, представляющими собой сложные кисти, содержащие большое число коротких скученных боковых кистей и завершающиеся такой же простой кистью. Кисть длиной около 4 мм несет четыре-пять (до десяти) листовок, прикрепляющихся спирально с помощью короткого черешка. Листовки эллиптические, длиной около 1 мм, с коротким носиком, тонкостенные, вскрывались по вентральному (адаксиальному) и частично дорсальному швам. На стенке в СЭМ видны частые углубления от оснований волосков. Сохранились преимущественно раскрывшиеся пустые листовки, но некоторые содержат от одного до трех перекрывающихся обращенных семяпочек яйцевидной формы, с широким халазальным рубцом и коротко выступающим микропиле. На просветленных препаратах видны два интегумента — наружный из двух слоев таблитчатых клеток с короткими волосками в дистальной части, образующий микропиле, и внутренний из трех слоев клеток в проксимальной части, выклинивающийся выше середины длины семяпочки. В ряде случаев отчетливо выражен продольный рубчик. Нуцеллус относительно массивный, без признаков апикальной специализации.

Тонкостенные свободные листовки, вскрывающиеся адаксиально, более характерны для Ranunculales, чем для Magnoliales. Вскрытие по вентральному и дорсальному швам встречается у Glaucidium и Berberidaceae. Строение семяпочек определенно указывает на связь с Ranunculales, среди которых Aquilegia, Hydrastis, а также Berberidaceae имеют более длинный внешний интегумент, чем внутренний

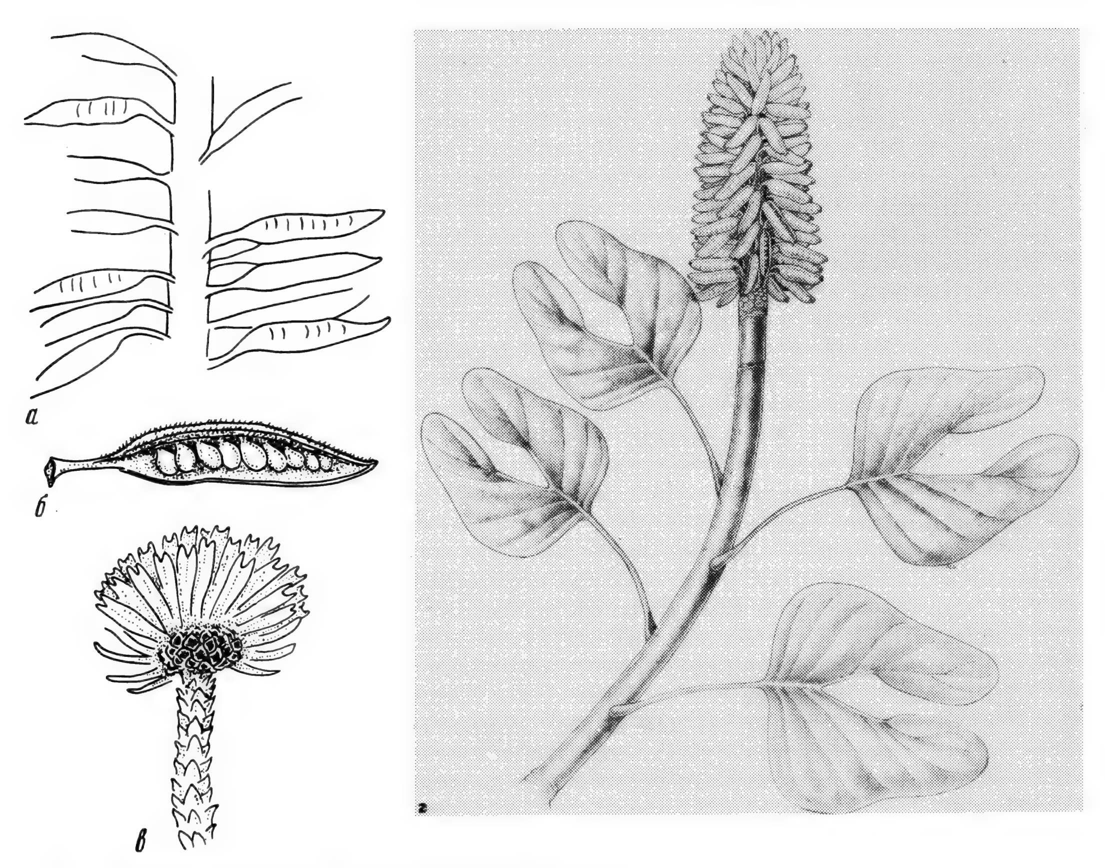


Рис. 43. Покрытосеменные из верхнего мела Сев. Америки

а, б — Archaeanthus; *в* — Lesqueria [Dilcher, Crane, 1984; Crane, Dilcher, 1984]; *г* — реконструкция побега Archaeanthus с гинецеем (рисунок любезно предоставлен Д. Дилчером, художник М. Рахан)

(чаще встречаются обратные соотношения). Очень тонкий наружный интегумент характерен для Ranunculus и особенно Circaeaster, у которых он имеет толщину в две клетки. Интегументные волоски развиты у Helleborus. Листья, как уже упоминалось, соответствуют ранункулоидному морфотипу. Тонкие уплощенные желобчатые стебли могут указывать на травянистую жизненную форму.

Archaeanthus [Dilcher, Crane, 1984] описан из свиты Дакота штата Канзас (США). Его геологический возраст определен как порубежный между альбом и сеноманом. Однако свита Дакота залегает на верхнеальбских сланцах Киова и частично замещается морскими сланцами Гранерос сеноманского возраста. К тому же цветки найдены в верхней части свиты Дакота и, следовательно, возраст их, скорее всего, сеноманский. Более древние, похожие на них, но недостаточно изученные ископаемые известны из серии Потомак.

Цветки конечные, на толстой оси с листовыми рубцами. Гинецей длиной до 150 мм, стробилоидный, с 100—130 спирально расположенными листовками, которые прикрепляются коротким, в основании расширенным черешком (рис. 43). Листовки продолговатые, слегка согнутые, длиной около 25—35 мм, на конце тупые или слегка раздвоенные, с отчетливым ребристым адаксиальным швом и более слабым абаксиальным, содержат до 100 мелких перекрывающихся семяпочек на краевой плаценте. Эндокарп поперечно-морщинистый. На отпечатках заметны также поперечные перетяжки и вздутия, соответствующие семенам.

Эти наблюдения показывают, что листовки были тонкостенными. Они вскрывались вдоль адаксиального (вентрального) шва. Семяпочки анатропные, овальные, длиной до 2 мм, с округлым халазальным рубцом и группой мелких утолщенных клеток на микропилярном конце. На просветленных препаратах видна одна кутинизированная мембрана, может быть внутренняя. Ниже гинецея сохранилось 50—60 мелких эллиптических рубцов, предположительно тычиночных, и под ними 6—9 более крупных округлых от листочков околоцветника. В основании цветоложа видны три выступающих узкоэллиптических рубца. Отдельно сохранились килеватые околоцветные органы (Archaepetala) и попарно сросшиеся калиптроидные почечные чешуи (Kalymmanthus).

Связываемые с этими цветками листья Liriophyllum черешковые, двухлопастные, в основании более или менее сердцевидные, с перистым жилкованием. Средняя жилка доходит до синуса между лопастями и здесь раздваивается, ее ветви следуют вдоль краев синуса. Они заметно толще вторичных жилок, которые вильчато ветвятся и образуют петли на разном расстоянии от края. Все органы с характерными секреторными клетками.

Archaeanthus реконструируется как древесное растение с тримерным дифференцированным околоцветником и сильно удлиняющимся при созревании гинецеем. Это, несомненно, вымерший род, и его авторы не находят ему места ни в одном из современных семейств, считая наиболее вероятной связь с Magnoliales. Для определения его систематического положения наиболее важны следующие признаки.

1. Спиральные свободные многочисленные карпели на удлиненном цветоложе. Гинецей такого строения встречается как у Magnoliales, так и у Ranunculales, но для первых гораздо более характерно срастание карпелей между собой или с цветоложем (или, если они свободные, как у Austrobaileyaceae, то гораздо менее многочисленные), тогда как для вторых, напротив, типичны свободные карпели.

2. Карпели полностью сомкнутые, тонкостенные. Это тоже скорее признаки лютикоцветных, чем магнолиецветных, где плодолистики большей частью толстостенные.

3. Семяпочки мелкие, многочисленные, по форме и размерам как у лютиковых.

4. Тычинки многочисленные, оставляющие точечные, округло-овальные рубцы. Среди Magnoliales только Eupomatiaceae сопоставимы по числу тычинок, но и здесь по крайней мере нижние тычинки пластинчатые.

5. Среди органов, условно связываемых с Archaeanthus, двухлопастные чешуи имеют лишь отдаленное сходство с прилистниковыми катафиллами магнолиецветных. Листья Liriophyllum по форме напоминают Liriodendron, но жилкование отлично. Ближе сопоставимые лопастные формы с акроскопически голыми жилками известны у Helleborus из Ranunculaceae.

6. Секреторные клетки в паренхимных тканях более характерны для магнолиевых, но известны и у Menispermaceae. Таким образом, по совокупности признаков Archaeanthus ближе к Ranunculales, чем к Magnoliales.

На ограниченном ископаемом материале ранункулоидные цветки не всегда удается отличить от ализматоидных. С этой точки зрения заслуживает внимания недавняя находка в туроне Японии цветков с большим числом свободных карпелей, содержащих многочисленные семяпочки [Ohana, Kimura, 1987]. По этим признакам они сопоставимы как с ранункулоидами, так и с ализматоидами, но отсутствие андроцея и околоцветника скорее свидетельствует в пользу последних (диклинные цветки с редуцированным околоцветником встречаются среди Alismatidae). Может быть, впрочем, еще и не было четкой границы между этими группами.

P a e o n a n t h e a. Группа представлена пока одним родом Hyrcantha из среднего альба Казахстана [Krassilov et al., 1983]. Это метельчатое соцветие (часть экземпляров — скорее соплодия с остающимися при плодах околоцветными и тычиночными органами, это различие не имеет принципиального значения), перво-

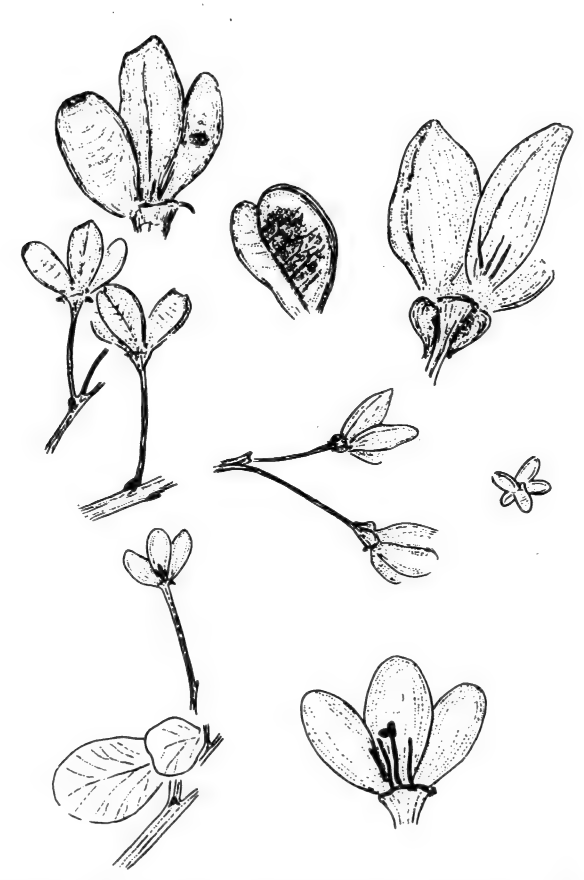


Рис. 44. Hyrcantha karatschensis из нижнего мела Казахстана [Вахрамеев, 1952; Krassikov et al., 1983]

начально описанное как Carpolithes karatscheensis [Вахрамеев, 1952] и выделенное в новый род в результате пересмотра типового материала. Тонкая желобчатая ось несет широко расставленные боковые ветви в пазухах мелких брактей. Нижние ветви, в свою очередь, вильчато ветвящиеся, иногда повторно, с брактеями в узлах, верхние неразветвленные. Цветки терминальные на осях последнего порядка. Околоцветник брактеатный, при плоде остающийся в виде отогнутых и прижатых к оси листочков. В одном случае различимы остатки андроцея в виде многочисленных тычиночных нитей толщиной 0,5 мм, поднимающихся немногим выше середины длины карпелей. Гинецей из трех, изредка пяти свободных карпелей около 7 мм длиной, эллиптической формы, колбовидных, завершающихся широким сидячим рыльцем. Карпели толстостенные, вскрывающиеся адаксиально, с тонким абаксиальным швом, видимым на внутренних слепках гнезда, обнаруживающих также слабые поперечные ребра и вытянутые параллельно им ячейки мелких жилок (рис. 44).

Листья "Leguminosites" karatscheensis на тех же штуфах породы (рис. 45) в одном случае налегают на ось соцветия в районе нижнего узла, но не в органической связи с нею. Тем не менее тесная ассоциация листьев и соцветий примечательна, поскольку захоронение почти автохтонное, покрытосеменные в нем довольно редки, и у одного из них, Caspiocarpus, соцветия сохранились вместе с листьями типа Cissites. Метельчатые брактеатные соцветия, многочисленные тычинки, апокарпный гинецей из трех сидячих карпелей встречаются у Thalictrum (Ranunculaceae), причем совпадают даже размеры карпелей. Кроме того, у Thalic-



Рис. 45. "Leguminosites" karatscheensis, листья, сопутствующие Hyrcantha karatscheensis, в сопоставлении с Paeonia caucasica (внизу слева)

trum столбики могут быть сильно редуцированы. Однако сидячее широкое рыльце и остающаяся чашечка — характерные признаки Paeonia. Листья также указывают на связь с этим родом.

Hamamelanthea. Кистевидные, метельчатые и головчатые соцветия из большей частью диклинных беспокровных цветков. Тычинки с пельтатным надсвязником, пыльца трикольпатная. Гинецей апокарпный или частично синкарпный из двух карпелей с развитыми стилодиями, семяпочки анатропные, реже ортотропные. Включенные в эту группу флоральные органы обнаруживают признаки Hamamelidales и Trochodendrales.

Caloda delevoryana [Dilcher, Kovach, 1986] из свиты Дакота (Канзас, США) — длинное, более 15 см, сережковидное соцветие (соплодие) с тесно спирально расположенными пестичными цветками, состоящими из ножки, изогнутой в сторону верхушки соцветия, цветоложа в виде небольшого овального или сферического апикального утолщения, несущего пучок из 35—50 карпелей (в родовом диагнозе указано от одной до многих карпелей, но первое положение не соответствует диагнозу единственного вида). Никаких других цветочных органов или их рубцов не обнаружено. Карпели около 2×1 мм, эллипсоидные, сжатые, на ножке длиной 1 мм, с признаками абаксиальной и адаксиальной сутур, последняя, может быть, соответствует рыльцевому гребню. Сведений о семяпочках не получено.

Сравнение проведено с Platanaceae, Aponogetonaceae и Alismataceae, хотя ни одно из этих семейств не имеет близкого сходства. Отдаленно сопоставимы Piperales с неразвитым или незначительно развитым околоцветником. В то же время очевидно сходство с соцветиями Cercidiphyllum, проявляющееся в морфологии пестичных цветков и карпелей. Правда, карпели Caloda описаны как невскрывающиеся, но эту черту трудно подтвердить на ископаемом материале.

Описанное мною из сенона Сахалина кистевидное соцветие с пучками листовок, напоминающими пестичное соцветие Cercidiphyllum [Krassilov, 1977a], вероятно, относится к тому же роду. В верхнемеловых и палеогеновых отложениях северного полушария получила широкое распространение группа растений — трохо-

дендрокарпоидов с крупными кистевидными или метельчатыми соплодиями, описываемых под названиями Nyssa, Nyssidium, Berry, Jenkinsella, Trochodendrocarpus, Joffrea и др. [Heer, 1869, 1883; Knowlton, 1930; Reid, Chandler, 1933; Криштофович, 1958; Красилов, 1976; Crane, Stockey, 1986]. Часть их этих родов, вероятно, синонимична, однако между ними существуют отличия, касающиеся главным образом морфологии соплодия. Наиболее крупные соплодия, длиной до 30 см и более, имел Trochodendrocarpus arcticus Krysht. (А.Н. Криштофович указывал в качестве базионима Nyssa arctica Heer, но восточноазиатское растение, скорее всего, не конспецифично гренландскому, описанному О. Геером, и может рассматриваться как самостоятельный вид; применение к нему названия Nyssidium arcticum (Heer) Iljinsk. неправомочно и таксономически, и номенклатурно). Это метелки с очередно расположенными боковыми кистями ограниченного роста, несущими до 14 спирально расположенных, нередко спаренных плодов на коротких ножках. Плоды эллипсоидные, с отчетливым дорсивентральным швом, косо расходящимися от него ребрами и остающимися короткими отогнутыми столбиками, раскрывались дорсивентрально двумя створками, содержали многочисленные черепитчато налегающие друг на друга семена, расположенные двумя рядами. Высыпавшиеся семена (Trochodendrospermum) анатропные, односторонне окрыленные, с рубчиком и микропиле на свободном конце [Красилов, 1979].

У части троходендрокарпоидов, в частности Joffrea speirsii Crane et Stockey, соплодия представляли собой простые кисти, собранные пучками на укороченных побегах. Попытка П. Крейна и Р. Стоки интерпретировать Trochodendrocarpus как длинный побег, несущий простые кисти, явно не выдерживает критики. Многочисленные находки метелок показывают, что они опадали после рассеивания семян как целостная репродуктивная структура. Короткие боковые кисти расположены регулярно, через правильные интервалы. Листовых рубцов на оси нет. Определенных следов брактей при кистях также не сохранилось. Если они и были развиты, то интерпретация соплодия как (брактеатной) метелки в принципе не меняется. Принадлежность листьев Trochodendroides растению с этими соплодиями можно считать доказанной.

Парные плоды и характер их раскрывания, общие для всей группы, указывают на родство с Hamamelidales и в большей степени с Hamamelidaceae. Часто фигурирующий в сопоставлениях род Cercidiphyllum имеет головчатые пестичные соцветия из двух—семи декуссатных листовок, обращенных сутурой к поддерживающей брактее [Endress, 1986b]. Листовка с брактеей рассматривается как редуцированный цветок и негомологична парным карпелям троходендрокарпоидов.

Еще одна не менее важная параллельно развивавшаяся группа гамамелидных цветковых имела головчатые соцветия с признаками Altingiaceae и Platanaceae. Один из наиболее древних ее представителей — род Lesqueria [Crane, Dilcher, 1984] — пестичные головки из сеномана США, которые ранее принимали за предцветки беннетитов. Они состоят из массивного выпуклого цветоложа, проксимальная цилиндрическая часть которого несет спиральные пластинчатые выросты. В пестичной зоне до 250 тесно сидящих плодиков продолговатой формы, в дистальной части расщепленных, содержащих около 20 семян, расположенных в два ряда. Спинной шов отчетливый, брюшная поверхность гладкая или со слабым килем. Пластинчатые выросты вверху широкие, по направлению к основанию всё более мелкие.

П. Крейн и Д. Дилчер сопоставляют это растение с Magnelietia и Talauma из магнолиевых, предполагая, что чешуи, покрывающие цилиндрическую часть цветоложа, соответствуют околоцветнику и пластинчатым тычинкам. Однако сходство с пестичными головками магнолиевых весьма поверхностное, и интерпретация плодоношения в целом вызывает некоторые сомнения. Во-первых, не вполне ясно, почему плодики названы листовками. Они, судя по фотографиям и реконструкции [Crane, Dilcher, 1984, фиг. 47], имеют два стилодия, что

практически исключает их интерпретацию как листовок. Далее, основания плодиков описаны как черешковидные, в то же время они оставляют широкие ромбические или пятиугольные "рубцы". Кажется логичным предположить, что полигональные "рубцы" — это ячейки, в которых помещались плодики с двумя неопадающими стилодиями, как у Liquidambar, с той разницей, что большая часть плодика (а не только стилодии) выступала из гнезда. Я склонен считать род Lesqueria ранним представителем Hamamelidae, близким Steinhauera, от которой он отличается главным образом неопадающими стилодиями.

Steinhauera — головчатое шаровидное соплодие, состоящее из большого числа обратноклиновидных плодиков, дистально расширенных в ромбовидный или угловато-эллиптический щиток, без признаков стилодиев. На ножке ниже цветоложа заметны рубцы брактей (табл. XXVIII, фиг. 9). Этому роду, известному из сенона—палеогена, посвящено множество исследований, обзор которых содержится в работах [Kirchheimer, 1957; Knobloch, 1960; Красилов, 1976]. Его сейчас чаще всего сближают с современной Altingia и ископаемым Eoliquidambar. Как и у этих родов, стилодии, по-видимому, полностью опадали по созревании плодиков.

В цагаянских отложениях Амурской области Steinhauera сопутствуют платаноидные листья Credneria ("Platanus") raynoldsii. Здесь же встречены мелкие тычиночные головки Tricolpopollianthus диаметром 7—8 мм на ножке толщиной 1 мм. Различимы относительно массивное цветоложе и тычинки без нити с дистально щитовидно расширенным связником, завершающимся листовидным выростом (надсвязником). Пыльцевые мешки удлиненные, расположены латерально. Пыльца сетчатая, трикольпатная, с длинными кольпами, едва не достигающими полюсов, сопоставима с пыльцой Hamamelidaceae.

В коллекции П.В. Шилина из более древних сеноман-туронских отложений Казахстана содержатся того же типа тычиночные головки, изученные автором (табл.XXVI, фиг. 4—7). У них в отличие от цагаянских тычинки собраны пучками, по-видимому соответствующими отдельным цветкам, которые в более модифицированном варианте уже неразличимы. Тычинка с очень короткой нитью состоит в основном из уплощенного обратноклиновидного связника с двумя латеральными спорангиями. Пыльца сетчатая, трикольпороидная, с намечающейся орой в центре кольп. В этом местонахождении также преобладают платаноидные листья с хорошо сохранившейся кутикулой. Строение устьиц несомненно платаноидное (см. раздел "Листья").

Данные Э.М. Фриис [Friis, 1985] указывают на широкое распространение подобных тычиночных органов в меловых отложениях. Платаноидные пестичные органы хуже изучены. Из турона — раннего сенона Амурской области (Сагибовский Богучан) я описал участок оси с шестью очередно расположенными головками диаметром 7 мм, состоящими из большого числа карпелей или плодиков на относительно массивном цветоложе. Различимы тонкие стилодии длиной около 2 мм (табл. XXVI, фиг. 1, 2). Этот экземпляр практически не отличается от собраний пестичных головок Platanus orientalis. Аналогичные, но, по-видимому, одиночные головки описаны из верхнего мела Гренландии [Heer, 1883].

Normapollianthea. Эта группа включает недавно открытые в сеноне Швеции цветки, содержащие пыльцу типа Normapollis, которая доминирует в спорово-пыльцевых спектрах верхнего мела Европы и восточных районов Северной Америки (рис. 46).

Род Manningia [Friis, 1983] включает мелкие актиноморфные моноклинные безлепестковые цветки с эпигинной пятичленной чашечкой. Чашелистики языковидные, свободные. Андроцей гаплостемонный, тычинки противочашелистиковые, нити примерно равны по длине сегментам околоцветника. Опавшие пыльники, найденные внутри чашечки, содержат пыльцевые зерна Trudopollis (один из распространенных вариантов Normapolles). Завязь нижняя, из трех карпелей, одногнездная, опушенная, столбик толстый, предположительно с тремя рыльцевыми вет-

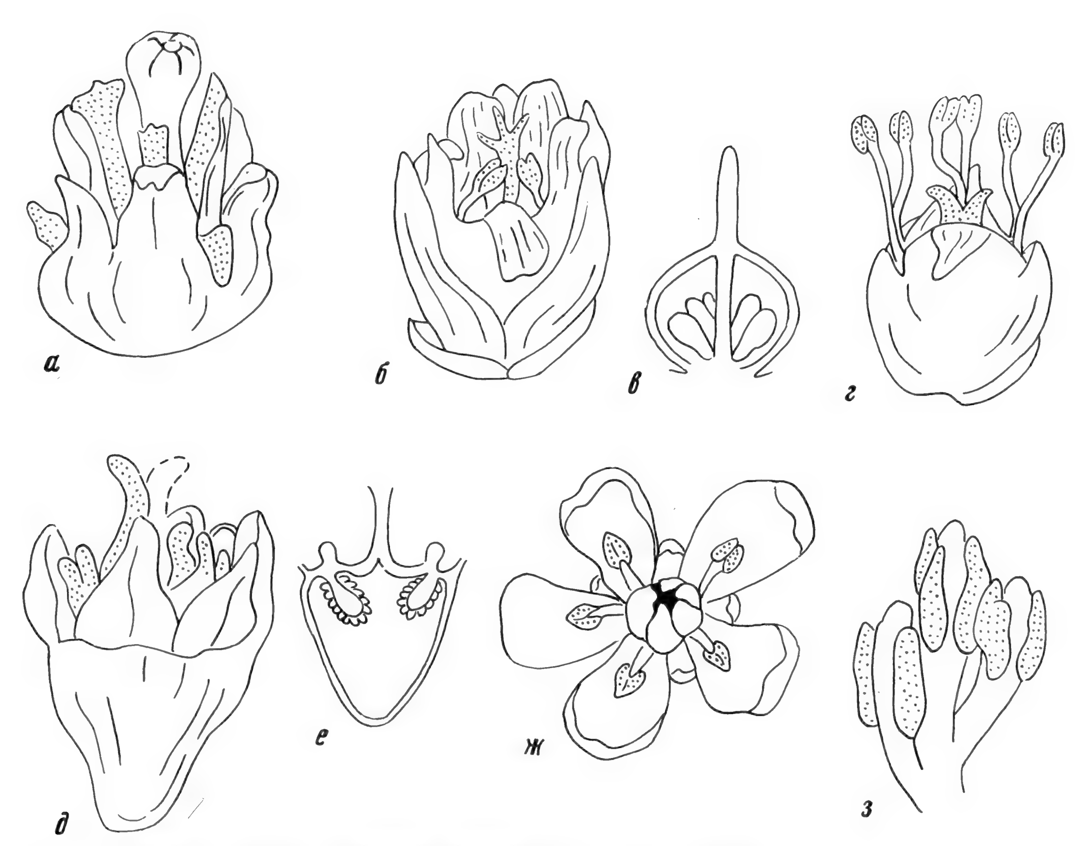


Рис. 46. Цветки из меловых отложений Западной Европы и Сев. Америки

а — цветок с массивным пятилопастным рыльцем, лепестки и тычинки выделены точками; *б, в* — Actinocalyx, общий вид и гинецей в продольном сечении; *г* — Caryanthus, цветок с пыльцой типа Normapolles; *д, е* — Scandianthus, общий вид и продольное сечение гинецея; *ж* — гетерохламидный пентамерный цветок с верхней завязью; *з* — андроцей хлорантоидного цветка [Tiffney, 1977; Friis, 1984, 1985; Bassinger, Dilcher, 1984]

вями (хотя полностью сохранилась лишь одна ветвь). Плод описан как одногнездный орех с остающимся столбиком и базальным ортотропным семенем. Плоды этого типа описаны из сенона Чехословакии как Microcarpolithes buzekii [Knobloch, 1977].

Род Antiquocarya [Friis, 1983] описан по плодам с остающейся эпигинной чашечкой из шести узких чашелистиков и основаниями противочашелистиковых тычинок. Плод — одногнездный орех овальной формы, в поперечном сечении слегка треугольный, с тремя короткими стилодиями и базальным ортотропным семенем.

Род Caryanthus [Friis, 1983] представлен мелкими моноклинными зигоморфными цветками с короткой брактеей и двумя брактеолями, на треть длины приросшими к основанию завязи. Чашечка эпигинная из двух декуссатных пар чашелистиков — узких медианных, сросшихся с завязью на 1/3 — 2/3 длины, и широких латеральных, приросших по всей длине. Тычинок — шесть—восемь, противопоставленных боковым чашелистикам. Пыльники у шведских экземпляров не сохранились, но внутри чашечки обнаружены скопления мелких (13 мкм) пыльцевых зерен типа Plicapollis. Четырехгнездные пыльники с такой пыльцой описаны у недавно найденных цветков Coryanthus из Аахена [Friis, 1985].

Завязь из двух медианных плодолистиков, плод — одногнездный орех с коротким апикальным крылом, остатками двух плотных стилодиев и базальным ортотропным семенем. Плоды этого типа описывались как Microcarpolithes deltoides из сенона Чехословакии [Knobloch, 1964].

Таким образом, цветки с Normapolles могли быть как актиноморфными, так и зигоморфными, но их объединяют в дополнение к типу пыльцы такие общие черты, как безлепестковый околоцветник, нижняя завязь и базальная ортотропная, предположительно однопокровная семяпочка. По строению завязи и характеру плацентации они тяготеют к Myricales. В то же время морфологически довольно разнообразную группу нормаполлиантоидов не без основания считают предковой для нескольких эволюционных линий розоидов и сережкоцветных.

Rosanthea. Меловые цветки с признаками Rosidae, большей частью моноклинные, с дициклическим околоцветником, диплостемонным андроцеем, трикольпоратной пыльцой, синкарпным двух-пятикарпеллятным гинецеем, преимущественно свободными стилодиями. Они появляются в сеномане и более обычны в сеноне. Сейчас можно выделить три группы меловых розантоидов, тяготеющих к Rosales, Saxifragales и Geraniales.

Asterocelastrus Velenovsky et Viniklar (1926) — пятилучевые звездчатые структуры из сеномана ЧССР, были определены как плоды Celastraceae. Типовые экземпляры были переописаны автором и Б. Пацлтовой как раскрывшиеся радиально-симметричные пентамерные синкарпные коробочки, сросшиеся с чашечкой, свободные лопасти которой расходятся за пределами завязи. Столбики карпелей свободные. Семяпочки базальные, анатропные, по две на гнездо. Нижняя завязь (не свойственна Celastrales), характер синкарпии и срастания с чашечкой указывают на принадлежность этих плодов Rosales, среди которых наиболее близки современные Rosaceae sect. Maloidea (эпигиния, различная степень синкарпии и срастания завязи с чашечкой, базальные семяпочки). У Stenvaesia из этой секции завязь пятигнездная [Sterling, 1965]. В то же время коробочки более обычны среди Saxifragales, отличающихся бо́льшим числом семяпочек на гнездо и относительно слабым срастанием гинецея с околоцветником. Примечательно сходство Asterocelastrus с Paleorosa из эоцена Канады [Basinger, 1976]. Однако у сеноманской формы слияние частей, обычно считающееся признаком высокой организации, более полное, чем у эоценовой (и чем у многих современных розоидов). Эта находка внушает некоторый скепсис в отношении традиционного кодекса примитивных и производных признаков.

Scandianthus Friis et Scarby (1982) описан из сенона Швеции по цветочным почкам, цветкам и плодам. Цветки мелкие, моноклинные, актиноморфные, с двумя узкими брактеями. Околоцветник эпигинный, чашечка и венчик пятичленные, чашелистики свободные, кожистые, остающиеся, лепестки свободные, языковидные, опадающие. Андроцей диплостемонный, тычинки внешнего круга противочашелистиковые, внутреннего — противолепестковые, свободные, зрелые длиннее околоцветника. Пыльники четырехгнездные, вскрывающиеся интрорзно продольной щелью. Пыльца мелкая, трикольпоратная. Завязь нижняя ценокарпная из двух плодолистиков, одногнездная, увенчанная двумя плотными стилодиями с головчатыми рыльцами. Плаценты апикальные, свисающие с многочисленными анатропными, вероятно, однопокровными семяпочками. Нектарный диск из десяти парных лопастей вокруг стилодиев. Плод — одногнездная коробочка, вскрывающаяся апикально между стилодиями. Семена мелкие, с сетчатой скульптурой.

Предполагается родство с Saxifragales, хотя в этом порядке свободные сегменты околоцветника встречаются относительно редко и почти исключительно в семействе Crassulaceae, представители которого сходны с меловым родом и по признакам андроцея, но отличны по строению гинецея, состоящего из пяти плодолистиков, сросшихся лишь у основания или не более чем до сере-

дины. По организации гинецея Scandianthus наиболее близок к семейству Saxifragaceae, гинецей которых может состоять из двух плодолистиков со свободными стилодиями, тогда как две крупные свисающие плаценты характерны для рода Vahlia, выделяемого иногда в самостоятельное семейство Vahliaceae.

Условно к той же группе можно отнести моноклинные актиноморфные цветки из сеномана (серия Дакота) США с пентамерным дициклическим околоцветником, чередующимися чашелистиками и гораздо более длинными лепестками, гаплостемонным андроцеем из пяти противолепестковых тычинок с короткой нитью и массивным пыльником, трикольпоратной пыльцой, пятикарпеллятной синкарпной локулицидной завязью, короткими столбиками и терминальными рыльцами [Basinger, Dilcher, 1984]. Это пока наиболее древний цветок с отчетливо различающимися чашечкой и венчиком.

Sarysua [Krassilov et al, 1983] — цветки из сантона—кампана Казахстана, собранные в цимозное соцветие, которое реконструируется как дихазий. Конечные ветви соцветия образуют очень тонкие цветоножки около 3 мм длиной, апикально расширяющиеся в относительно массивное цветоложе шириной 1,5 мм. Чашечка остающаяся, из проксимально сросшихся длиннозаостренных отогнутых чашелистиков длиной 2 мм. Между чашечкой и андроцеем видны небольшие округлые рубцы и в отдельных случаях крючковидные и мелкие булавовидные выросты — вероятно, стаминодии и (может быть, развившиеся из них) нектарные железки. Андроцей из одного круга тычинок, которых было около десяти. Сохранились лишь тычиночные нити, в длину едва достигающие середины гинецея (рис. 47).

Гинецей синкарпный, удлиненно-конический, длиной 6—8 мм, с сильными продольными складками, вероятно отвечающими сутурам карпелей, и пятью свободными пучковидно расходящимися и отогнутыми столбиками длиной 0,7—0,9 мм. Цветки, развивавшиеся на внутренних ветвях дихазия, отличались относительно короткими пестиками, но при этом несколько более длинными столбиками (1,1 мм). Рыльца конечные, полусферические или слегка вогнутые, папиллозные. На сколах пестиков видны септы и вентральные части карпелей с тонким швом, показывающим, что карпели были вентрально полностью сомкнуты. Гнездо кверху постепенно сужающееся и в дистальной трети щелевидное, вероятно, стерильное. Семяпочки не сохранились.

В СЭМ на поверхности завязи видны ямки от оснований волосков. Столбики голые и, как правило, сильнее минерализованы, чем завязи, напоминая в этом отношении нити тычинок. Минерализация шла по проводниковой ткани, полностью заполняющей столбик, не оставляя канала. В проводниковой ткани, состоящей из удлиненных клеток, заметны округлые образования — секреторные клетки или, может быть, пыльцевые трубки.

Сравнение с современными цветковыми по таким признакам, как цимозное соцветие, антиноморфные моноклинные цветки с остающейся чашечкой, каудатные чашелистики, нектарные железки в андроцее, свободные тычинки, пентамерные синкарпные пестики с дистально щелевидными гнездами, свободные столбики и головчатые рыльца, указывает на сходство с Geraniales, в частности с Linum, для которого характерна большая часть этих признаков. Кроме того, разница в длине столбиков длинно- и короткостолбиковых форм L. flavum того же порядка, что и у Sarysua, — возможное свидетельство зарождающейся гетеростилии. У Geranium тычинки могут быть очень слабо сросшимися, почти свободными, развиты нектарные железки и волоски на пятилопастной завязи. Гнезда в дистальной части узкие и стерильные. Характерное для этого рода срастание тычинок с центральной колонкой — признак высокой специализации, проявления которого трудно ожидать у предковых форм.

В кампанских отложениях США методом просеивания мелкого растительного детрита обнаружен, видимо, полураскрывшийся цветок овальной формы,

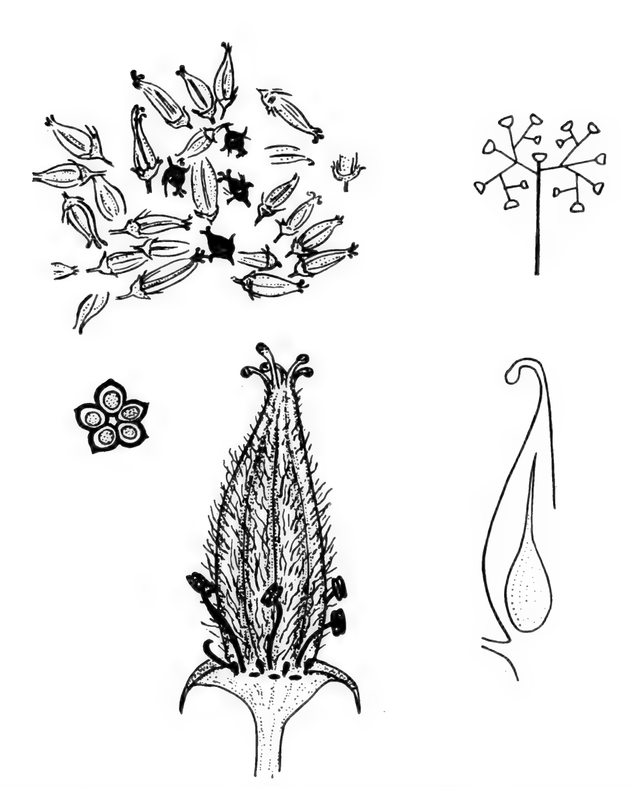


Рис. 47. Sarysua pomona из верхнего мела Казахстана, вверху — остатки соцветия и его реконструкция, внизу — цветок, реконструкция и сечение гинецея [Krassilov et al., 1983]

длиной 3,3 мм, с рубцом цветоножки в основании, в котором различимы околоцветные, тычиночные и пестичные органы [Tiffney, 1977]. К сожалению, изображения не дают ясного представления о его структуре. Околоцветник реконструирован Б. Тиффни как пентамерный, дициклический, с проксимально сросшимися чашелистиками одной длины с лепестками или длиннее их, хотя на фотографии он выглядит скорее как неопределенное число спирально расположенных кожистых брактеатных листочков. Тычинки, по описанию, пластинчатые, противолепестковые, с адаксиальными погруженными пыльцевыми мешками, по изображению мало отличающиеся от листочков околоцветника. Гинецей представлен главным образом выступающей над андроцеем булавовидной структурой, интерпретированной как пятилопастное рыльце. Все части с крупными пельтатными волосками. Пыльца на поверхности тычинок и рыльца мелкая трикольпороидная или трикольпоратная с гладкой экзиной.

Б. Тиффни не определил систематического положения своей находки, указав лишь на необычное сочетание синкарпного гинецея (и, добавлю, трикольпоратной пыльцы) с пластинчатыми магнолиоидными тычинками. По-видимому, этот цветок нуждается в дополнительном изучении. Головчатые рыльца сходной формы встречаются у Onagraceae. В этом семействе известны также тычинки с довольно широкой нитью и продолговатыми пыльниками.

Dillenanthea. Цветки с признаками Dilleniales, Ericales, Diapensiales и близких порядков впервые появились в сеноне. Actinocalyx — один из типов цветков из сенона Швеции [Friis, 1985] — имеет две остающиеся овальные брактеоли и актиноморфную чашечку из пяти свободных, в почкосложении черепитчатых, кожистых с пленчатым краем, при плоде разрастающихся и древеснеющих чаше-

листиков с параллельными жилками. Сросшиеся лепестки образуют дистально лопастную трубку. Андроцей гаплостемонный, тычинки противочашелистиковые, приросшие основаниями нитей к цветочной трубке, короче ее лопастей. Пыльник вскрывается интрорзно продольной щелью. Пыльца мелкая, трикольпоратная. Гинецей синкарпный, завязь трехгнездная, стилодии свободные, опадающие. Семяпочки на центральной или базальной плаценте, многочисленные, анатропные, вероятно, однопокровные. Плод — локулицидная коробочка, семена эллиптические, с внешним склеренхимным слоем, образующим сетчатую скульптуру.

Э.-М. Фриис сближает этот род с семейством Diapensiaceae, которое относят к Ericales или выделяют в особый порядок Diapensiales. Для него характерны актиноморфные цветки с пентамерным околоцветником, сростнолепестной венчик, один круг тычинок, приросших к венчику, продольное вскрытие пыльника, одиночная трикольпоратная пыльца, трехгнездная завязь, осевая плацентация. Наиболее близким среди Ericales считается семейство Epacridaceae, также обнаруживающее некоторые черты сходства с ископаемым цветком, но отличающееся развитием нектарного диска. Ни у этого, ни у других приведенных для сравнения семейств нет свободных стилодиев, которые характерны лишь для Saurauiaceae и Actinidiaceae, считающихся наиболее примитивными среди верескоцветных. Они в то же время отличаются от мелового рода диплостемонным андроцеем из многочисленных тычинок. По-видимому, Actinocalyx соединяет признаки нескольких ветвей диллениоидов.

Lauranthea. Цветки в колосьях или метелках, с неприметным околоцветником или без такового, тычинки более или менее сросшиеся, пыльца односулькатная, трех-пятихотомосулькатная, гинецей апокарпный, карпели частью несомкнутые, семяпочки базальные или апикальные, чаще ортотропные. Эта группа обнаруживает признаки современных семейств Chloranthaceae и Monimiaceae, разумеется не охватывая современного разнообразия их признаков.

Хлорантовые, вероятно, заслуживают выделения в особый порядок, отличающийся от Piperales свисающей семяпочкой, отсутствием перисперма, супротивными листьями и сближаемый по этим признакам с Laurales. Характерное для последних створчатое раскрывание пыльника, едва намеченное у Sarcandra, отчетливо выражено у ископаемой раннемеловой формы [Endress, 1987].

Во второй палинозоне серии Потомак (верхний альб) недавно найден андроцей из трех сросшихся у основания тычинок — более длинной средней и относительно коротких боковых. Каждая тычинка имеет массивный цилиндрический, дистально несколько расширенный связник, несущий две пары латеральных пыльцевых мешков. Пыльца мелкая, три-тетрахотомосулькатная, грубосетчатая, по-видимому, покрыта пыльцевым клеем [Friis et al., 1986]. При некотором общем сходстве с трехлопастным андроцеем современного рода Chloranthus строение тычинки ближе к Sarcandra, имеющей однотычиночный андроцей.

Несколько более специализированный тычиночный орган обнаружен в сеноне Швеции. Здесь нити тычинок почти полностью срослись в трехлопастную пластинчатую структуру, причем средняя лопасть имеет четыре пыльцевых мешка, тогда как боковые — по одному адаксиальному мешку на мясистом, слегка выступающем связнике, что больше соответствует строению андроцея Chloranthus. Пыльца мелкая, сетчатая, со спиралевидной бороздой [Friis et al., 1986].

Ни в том, ни в другом случае не обнаружено следов гинецея, и цветки вполне могли быть тычиночными, а не моноклинными, как подозревают авторы находок. Примечательно, что пыльца, обнаруженная в пыльниках, до сих пор не была отмечена среди дисперсных зерен, в то время как дисперсная хлорантоидная пыльца типа Clavatipollenites, Asteropollis и Stephanocolpites довольно обычна. Может быть, эти цветки принадлежали насекомоопыляемым видам, производившим относительно мало пыльцы.

Prisca [Retallack, Dilcher, 1981c] из свиты Дакота (сеноман) США описана как рыхлая кисть, но по изображению скорее рыхлая метелка с брактеолями в основании ветвей, представляющих собой колосовидные собрания спирально расположенных карпелей, прикрепляющихся суженным основанием. Карпели эллипсоидные, вскрывающиеся двумя створками, мясистые, опушенные, с латероцитными устьицами. Семяпочки по 2—6 в листовке, мелкие, ортотропные, двупокровные, на краевой или латерально-ламинальной плаценте, прикреплялись короткой ножкой и большей частью опадали при вскрытии листовки. Оба интегумента кутинизированы, внутренний толще внешнего и образует микропиле. На внешнем развиты единичные устьица. Нуцеллус свободен до основания, кутинизирован, с апикальным выростом, подходящим к основанию микропилярного канала. Внутри нуцеллуса обнаружена еще одна кутинизированная мембрана с зернистой структурой, похожая на мегаспоровую. На верхушке этой мембраны, заполненной темным бесструктурным веществом, намечается небольшое углубление, напоминающее архегониальную камеру.

Листья Magnoliaephyllum, сохранившиеся вместе с Prisca, сходны с нею по строению устьичных аппаратов. Предполагается, что это было древесное или кустарниковое, преимущественно ветроопыляемое растение со свисающими пестичными кистями, росшее по берегам лагун и на болотах.

Г. Реталляк и Д. Дилчер не указывают порядковой принадлежности Prisca, резонно полагая, что имеют дело с вымершим порядком, однако сравнение проведено в основном с Magnoliales. Общая морфология диклинных соцветий, ортотропные семяпочки и характер их плацентации скорее указывают на родство с Laurales, и в частности с Chloranthaceae.

Magnolianthea. Моноклинные или диклинные стробилоидные цветки. Гинецей из многочисленных карпелей, часто несомкнутых, с низбегающим рыльцем или рыльцевыми гребнями вдоль всей длины, обычно дорсицидных, содержащих две или множество анатропных семяпочек.

Magnoliaestrobus из сенона Гренландии и Сахалина [Seward, Conway, 1935; Красилов, 1979] — стробилоидные гинецеи из спирально расположенных дорсицидных карпелей, содержащих в последнем случае по две крупные семяпочки.

Protomonimia из турона Хоккайдо — структурно сохранившийся гинецей диаметром 25 мм на вогнутом цветоложе [Nishida, 1985]. Он состоит из большого числа карпелей, расположение которых обозначено как промежуточное между спиральным и декуссатным (мутовчатым?). Карпели сидячие или на короткой ножке, слегка адаксиально согнутые, с раскрытой адаксиальной сутурой в виде щели между двумя продольными ребрами, по которым проходят проводящие пучки, снабжающие два ряда семяпочек. Единственный абаксиальный пучок проходит к верхушке карпели и дает неопределенное число боковых ответвлений. Адаксиальные ребра с волосками интерпретируются как рыльцевые гребни. Устьица парацитные. Семяпочек до 15 в карпели, анатропных, двупокровных, с толстым внешним и тонким, в один слой клеток, внутренним интегументами, образующими внешнее и внутреннее микропиле на одной линии. Семяножка с ариллоидным выростом под микропиле. В основание цветоложа входит множество коллатеральных пучков. Некоторые из них, возможно, снабжали околоцветник и(или) тычиночные органы. Членики сосудов с лестничными утолщениями радиальных стенок и лестничными перфорационными пластинками.

Рыльцевые гребни вдоль всей длины несомкнутых карпелей указывают на родство с Magnoliales, хотя вогнутое цветоложе — скорее признак Monimiaceae, семейства, чаще относимого к Laurales.

Cyperanthea. Цветки меловых однодольных пока настолько малочисленны и слабо изучены, что их приходится условно объединить в одну группу. Из нижнего мела Монголии описаны колосовидные и головчатые соцветия (соплодия), напоминающие Cyperaceae, Potamogeton и Sparganium, но их принадлежность однодольным

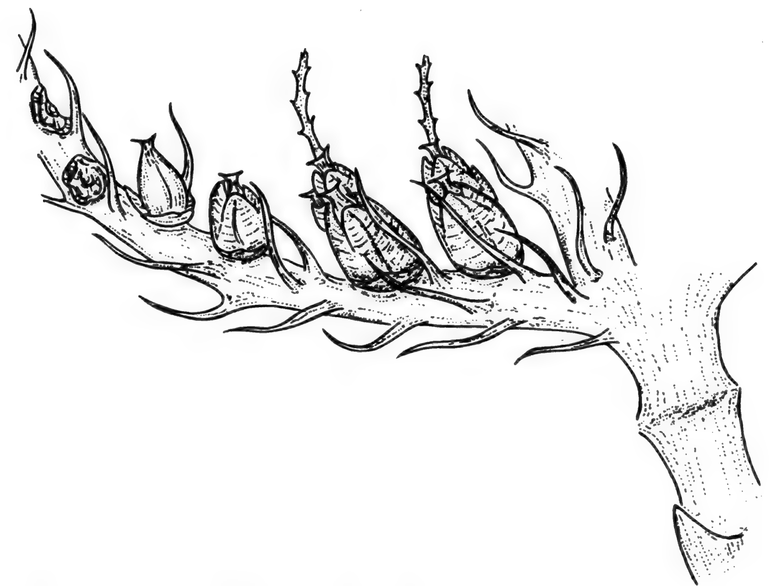


Рис. 48. Taldysaja medusa из верхнего мела Казахстана, реконструкция [Krassilov et al.,1983]

и вообще антофитам под вопросом [Krassilov, 1982b]. Более определенно можно отнести к однодольным Taldysaja [Krassilov et al., 1983] из сантона—кампана Казахстана — пучковатое соцветие на длинной крепкой ножке, несущей парные брактеи в основании пучка и одиночный филломный вырост — профилл — в 8 мм ниже него. Ножка прямая, продольно-бороздчатая, слегка расширяющаяся кверху, длиной более 45 мм (основание не сохранилось), шириной 2 мм. Профилл немногим шире ножки, короткий, с низбегающим полувлагалищным основанием и раздвоенной верхушкой. Пучок состоит из восьми радиально расходящихся (может быть, первично декуссатных), дугообразно изогнутых кверху, в основании мясистых, дистально утончающихся и заостренных ветвей (лучей) длиной около 1 см. Ветви покрыты шиповидными брактеями, расположенными спирально, отстоящими под острым углом, в основании утолщенными и низбегающими, дистально тонкими, шиловидно согнутыми, по-видимому, мягкими, оставляющими округлые рубцы. Проксимальные шипы поддерживают колоски или одиночные цветки, дистальные пустые. Кончики лучей, очевидно, стерильны (рис. 48).

В тех случаях, когда цветки сохранились, они образуют плотную массу, в которой трудно различить отдельные структуры. У колосков с опавшими цветками видна ось, или рахилла, с миниатюрными шипиками (глюмеллами), похожая на уменьшенный в несколько раз луч соцветия. Тонкие стерильные окончания рахилл длиной до 3 мм местами выступают над массой цветков. Отдельный цветок длиной 4—5 мм имеет овальную форму и состоит из черепитчатых брактей, покрывающих колбовидный продольно-ребристый, вероятно, трехгранный гинецей с двухлопастным рыльцем. В одном случае плоскость скола вскрывает внутреннее тело — семяпочку или внутренний слепок гнезда. Рубцы опавших цветков округлые, диаметром 1,2 мм, с центральным углублением и приподнятыми краями (табл. XXXI, фиг. 3, 4).

Хотя многое в строении этих органов остается еще неясным, можно с уверенностью сказать, что мы имеем дело с пестичным соцветием радиального строения, каждая ветвь которого представляет собой сложный колос с шиповидными брактеями (глюмами), несущий короткие колоски проксимально, одиночные антоиды в средней части, дистально стерильный. Колосок с миниатюрными

шиповидными глюмеллами и стерильной верхушкой рахиллы повторяет строение колоса. Общая морфология пучковатого соцветия дает основание для сопоставления с Cyperales, у которых известны также весьма близкие по форме и размерам колбовидные двух-трехкарпеллятные пестики.

Стоит отметить также некоторое сходство с соцветиями пальм, проявляющееся в строении педанкулярных брактей [Uhl, 1972] и цветочных рубцов с оторочкой, напоминающих "ареолы" ротанга [ср. Dransfield, 1982].

Среди ископаемых соцветий некоторое сходство обнаруживается лишь с Monocotylestrobus bracteatus из межтрапповых (палеоценовых) отложений Индии — колосками из спирально расположенных пестичных цветков в пазухах шиповидных брактей. Цветки сидячие, брактеатные, с трициклическим гомеохламидным околоцветником и синкарпным гинецеем из двух или трех карпелей. Описавшие это соцветие Р. Лаханпал с соавторами [Lakhanpal et al., 1982] проводят сравнение с Liliaceae и пальмами.

Примечательна ассоциация Taldysaja с широкими граминоидными листьями Dammarophyllum, не отмеченная в первоначальном описании.

ПЛОДЫ И СЕМЕНА

Сохранившиеся в виде отпечатков плоды и семена далеко не всегда пригодны для детального морфологического изучения. Беглые описания таких объектов наряду с листовыми остатками, как правило, недостаточны для точного определения и большей частью не включены в этот обзор. Гораздо более информативны объемно сохранившиеся диаспоры, извлекаемые из породы просеиванием, промывкой или отмучиванием и специально изучаемые палеокарпологами. Основательные исследования такого рода проведены на материалах из верхнего мела Западной Европы. В других регионах описаны лишь относительно небольшие палеокарпологические коллекции.

Совершенно недостаточно изучены плоды и плодоподобные диаспоры из нижнемеловых отложений. В ряде случаев сходство с плодами выражается главным образом в развитии шипов и других выростов, напоминающих глохидии. Из титон-валанжинских отложений р. Тырмы в Амурской области я описал скопление плодоподобных объектов, предварительно названных Tyrmocarpus и выглядящих как одногнездные капсулы овальной формы, длиной 5—7 мм, распадающиеся на две створки, снаружи густо покрытые тонкими коническими выростами. В гнезде содержится продолговато-овальное тело, предположительно семя (если "капсулы" на самом деле семена, то внутреннее тело — нуцеллус). В местонахождении с этими объектами других ангиоспермоидных ископаемых не обнаружено. На штуфе породы с Tyrmocarpus сохранились листья папоротников, Nilssonia, Phoenicopsis и Ixostrobus. Если дальнейшее изучение подтвердит принадлежность тырминских "капсул" покрытосеменным, то они могут оказаться самыми ранними остатками этой группы, предшествующими появлению ангиоспермоидной пыльцы (в готериве).

Onoana californica [Chandler, Axelrod, 1961] из морских готерив-барремских отложений Калифорнии описана по заполненному кальцитом эндокарпию (?), пронизанному каналами — основаниями шиповидных выростов. Похожие образования из апта Приморья, Onoana nicanica [Красилов, 1967], найдены в виде скоплений и, возможно, прикреплялись к общей оси. Они несколько мельче калифорнийских (около 15 мм в диаметре) и отличаются также тем, что каналы их не оканчивались в стенке, а достигали гнезда, оставляя округлые рубцы на его слепке. В настоящее время нет полной уверенности в том, что калифорнийские и дальневосточные Onoana — действительно плоды, хотя их сходство с эндокарпиями из сеномана США (свита Raritan), отнесенными к современному роду Phytocrene из семейства Icacinaceae [Scott, Barghoorn, 1958], неоспоримо. Последние описаны как билатерально-симметричные. 3,9—10,5×2,8—7,0 мм, толстостенные,

с ямчатой поверхностью и бугорками на внутренней стенке — основаниями выростов, проникающих в гнездо, как и у Onoana nicanica. К сожалению, местонахождение этих плодов точно не установлено. Я подозреваю, что они происходят из более молодых палеогеновых отложений, где остатки Icacinaceae более обычны.

Из нижнего мела Монголии я описал две формы крылаток — Gurvanella и Erenia, центральное тело которых разделено продольным ребром на две равные половинки. Пленчатое крыло полностью облекает центральное тело и прервано в районе ножки и рыльцеподобного выступа. У первого рода крыло сетчатое, у второго — гладкое, без признаков жилкования. Я сравнивал эти образования с двугнездными крылатыми плодами Eucommiaceae, Ulmaceae, Juglandaceae, Rutaceae и других двудольных, причем наиболее сходными оказались Pterocaryopsis (палеогеновые Juglandacea). Сейчас я хотел бы отметить упущенное ранее сходство с крылатками вельвичии и вымерших гнетовых типа Heerala (гл. 3).

Диаспоры Prototrapa douglasii [Васильев, 1967], первоначально описанные Дж. Дугласом из нижнего мела Виктории как Hemitrapa? sp. [Douglas, 1969] — заостренно-эллиптические образования с двумя длинными боковыми выростами, имеют лишь весьма поверхностное сходство с плодами Trapaceae. А. Дриннан и Т. Чемберс считают их семенами [Drinnan, Chambers, 1986], однако очень похожие образования из нижнего мела Забайкалья, изученные Е.В. Бугдаевой и мною, несомненно двугнездные, хотя одно из гнезд может быть недоразвито. На них обнаружены скопления мелкой однобороздной пыльцы без определенных ангиоспермоидных признаков (табл. XVIII, фиг.9).

Пока не определено систематическое положение обильных в мелу и палеоцене мелких семян Costatheca и Spermatites [см.:Knobloch, 1986]. Не исключено, что они большей частью принадлежали древним ранункулоидам, хотя проводилось также сопоставление с ситниковыми, сусаковыми и рогозовыми [Binda, Nambudiri, 1983].

Несколько видов Carpolithes из нижних горизонтов Потомак, считавшиеся семенами голосеменных [Fontaine, 1899], по мнению Г. Реталляка и Д. Дилчера [Retallack, Dilcher, 1981b], представляют собой остатки многолистовок, сопоставимых с сеноманскими Archaeanthus и Prisca. Они пока детально не изучены. Также под сомнением плодоподобные объекты Knella и Ranunculaecarpus из альба р. Колымы [Самылина, 1960; Samylina, 1968]. Первые — собрания продолговатых продольно-ребристых телец, покрытых волосками, — могут оказаться корневыми клубеньками (как и "Nyssidium" из нижнего мела Приморья), тогда как вторые больше похожи на семена (например, Karkenia), чем на листовки.

Сеноманская карпофлора Западной Чехии (Перуц) насчитывает 24 вида [Knobloch, Mai, 1986], из которых более половины неопределенного систематического положения. Относительно разнообразны Hamamelidales с несколькими видами вымершего рода Klikovispermum, близкого Rhodoleia, и одним видом Platanus. Представлены также Urticales (Boehmeria), Juglandales (Caryanthus) и Sapindales (Insiticarpus). Всего два вида отнесены к современным родам Platanus и Boehmeria. Среди incertae sedis заметную роль играют анатропные семена Laramisemen, сближаемых с Saxifragales и Spirella, а также ортотропные, распадающиеся на две половинки Brnikia.

Позднетуронская—сантонская карпофлора Кликова и близкого по возрасту местонахождения Квендлинбург в ГДР в целом сходна с сеноманской, но здесь появляются в заметном количестве Theales—Ericales (Eurya, Protovisnea, Saurauia, Discoclethra, Epicardicarpum, Valvecarpus), отмечены также Magnoliales (Liriodendron, Padragkutia), Ranunculales (Prototinomiscium), Sapindales (Sabia) и Celastrales (Icacinicarya) (я следую здесь классификации, принятой в работе Э. Кноблоха и Д. Мая, хотя А. Кронквист не без оснований относит Sabiaceae к Ranunculales; по морфологии семян они сопоставимы также с Papaverales).

В кампане (Аахен, Южный Лимбург) впервые появляются неопределимые до рода Nymphaeaceae, Rhoiptelea, более разнообразны Urticales. В верхнем сеноне местонахождения Вальбек (ГДР) заметно возрастает процент современных родов: Manglietia (Magnoliales), Disanthus (Hamamelidales), Aphananthe, Debregeasia, Memoriales (Urticales), Visnea, Pentaphylax, Leucothe (Theales—Ericales), Meliosma (Sapindales), Acanthopanax (Araliales), появляются древние мастиксиевые Beckettia, Eomastixia, Mastixicarpum, более заметный в кайнозойской флоре. Местонахождение Эйслебен (ГДР) содержит разнообразные остатки однодольных, в том числе Spirematospermum, Typha, обычные в европейском палеогене, Nymphaeaceae, Mastixiaceae и Icacinaceae. Эти находки относятся к самому позднему маастрихту или, может быть, уже к данию (палеогену).

Эту наиболее полно изученную последовательность можно считать типичной для меловых карпофлор. В качестве наиболее важных дополнений отмечу плоды Cornales из верхнего мела Монголии [Красилов, Мартинсон, 1982]. В туроне—сантоне (баинширэинская свита) найдены многочисленные эндокарпии Nyssoidea (род впервые описан из эоцена) — продолговатые, длиной до 50 мм, ребристые, с широким диском и короткой эллиптической проростковой створкой. На поперечных сколах видны трубковидные полости под ребрами, вероятно соответствующие смоляным каналам. Из того же местонахождения происходят округлые трехгнездные эндокарпии с продолговатыми проростковыми створками, протягивающимися до экватора, которые отличаются от современного Bothrocaryum alternifolium лишь более крупными размерами, до 25×23 мм.

В монгольских местонахождениях с этими плодами содержатся костные остатки разнообразных динозавров, в связи с чем стóит вспомнить, что плоды Nyssa зоохорны. Сопоставимые по размерам плоды описаны как "фигоподобные объекты" из динозавровых слоев США [Schoemaker, 1977] и встречаются также в сеноне Казахстана (неопубликованные экземпляры из коллекции П.В. Шилина).

В маастрихте разнообразие диаспор покрытосеменных резко возрастает, среди них различимы не только современные семейства, но и роды, причем в тропиках уже несомненно появляются элементы современной тропической флоры. Так, в маастрихте Сенегала найдены вместе с морской фауной плоды пальм, Annonaceae, Caesalpiniaceae, Sterculiaceae, Meliaceae и Rubiaceae [Monteillet, Lappartient, 1981]. Одновременное или несколько позднее, на рубеже мела и палеогена, в средних широтах происходит формирование основного ядра арктотретичной флоры. В цагаянских отложениях Амурской области наряду с архаичными Trochodendrocarpus и Steinhauera (см. предыдущий раздел) появляются плоды и семена Nuphar, Carex, Myrica, Cyclocarya, Leguminocarpon [Красилов, 1979], а в других дальневосточных местонахождениях также разнообразных Betulaceae. Примечательно обилие мелких семян с односторонним крылом типа Carinalaspermum и Trochodendrospermum, чрезвычайно редких на более древних уровнях.

ПЫЛЬЦА

Местонахождения пыльцы несравненно более многочисленны, чем крупномерных органов, к тому же часть из них содержится в надежно датированных морских отложениях. В силу этого палинология играет все бóльшую роль в изучении ранней истории антофитов. В последнее время, однако, наметилась тенденция к некоторому преувеличению информативности палинологических данных, которые якобы одни только и способны дать реальную картину становления группы, тогда как макрофоссилии для этого слишком редки. В действительности для выявления филогенетических связей одних палинологических признаков недостаточно. К тому же принадлежность ангиоспермоидных пыльцевых зерен покрытосеменным в ряде случаев не может быть строго доказана, так как аболютных разграничительных признаков, по-видимому, не существует (см. гл. 2).

Морфотипы Ephedripites и Eucommiidites некоторые исследователи относили к покрытосеменным. Сейчас известно, что производившие эту пыльцу растения по способу опыления были ближе к голосеменным (см. гл. 3). Нельзя полностью исключить возможность того, что нас ждут аналогичные сюрпризы и в отношении некоторых морфотипов, признаваемых сейчас пыльцой покрытосеменных.

Хотя столбчатый инфратектум и неламеллярная нэкзина нередко указываются в качестве основных отличительных признаков пыльцы покрытосеменных, нельзя не считаться с тем, что эти признаки встречаются и в других группах (столбчатая инфраструктура — по крайней мере с позднего триаса). На практике чаще всего древнейшей пыльцой цветковых считают мелкие сетчатые перфоратные или семитектатные формы со столбчатым инфратектумом (Clavatipollenites) или без него (Retimonocolpites), появляющиеся в нижнемеловых отложениях (Н. Хьюз указывает, что по номенклатурным соображениям Clavatipollenites, как и часто применяемые к раннемеловым зернам названия Liliacidites и Retimonocolpites, должны быть пересмотрены, пока, однако, большинство исследователей принимают расширительную трактовку этих таксонов, предложенную американскими палинологами). По одной из популярных схем, привлекающей своей сугубой простотой, в барремском веке раннемеловой эпохи появился Clavatipollenites. В течение апта от него произошли зоносулькатные и трихотомосулькатные формы, в свою очередь давшие начало трикольпатным. Действительная картина, по-видимому, была много сложнее.

В наиболее полно изученной последовательности палинофлор английского вельда, отвечающего интервалу от берриаса до апта, ангиоспермоидная пыльца постоянно встречается выше "стартового уровня", который относится не к баррему, как полагали ранее [Kemp, 1968], а к верхнему готериву [Hughes, McDougall, 1987]. На "стартовом уровне" появляются довольно разнообразные формы, включая наряду с сетчатыми семитектатными мелкие сферические тектатные с крупно- и мелкоперфорированным тектумом, а также сложноскульптированные, возможно, производные от юрских Cerebripollenites. Примечательно, что на том же уровне заметно возрастает содержание Ephedripites. Ниже по разрезу обнаружены единичные сетчатые анасулькатные и зоносулькатные зерна.

На Атлантическом побережье Северной Америки детально изученная палинологическая последовательность ангиоспермоидных форм [Brenner, 1967; Hickey, Doyle, 1977] начинается зоной I серии Потомак (верхний баррем — нижний альб). Более древние горизонты недавно вскрыты скважинами, но еще недостаточно изучены. В зоне I появляются еще очень редкие, но уже довольно разнообразные крупные и мелкие, моно- и трихотомосулькатные, перфоратные и семитектатные Clavatipollenites, тонко-неоднородно-сетчатые Liliacidites, "кротоноидные" (со звездчатой скульптурой из треугольных выростов на ретикулуме) Stellatopollis, которые могли быть ана- или меридионально-зоносулькатными и часто распадались на две половинки, Retimonocolpites с зачаточным столбчатым инфратектумом или без такового, с неплотно прилегающим ретикулумом, прикрепленным к нэкзине лишь в районе апертуры. Детальные исследования Дж. Уокера и О. Уокер [Walker, Walker, 1984] показали дополнительное разнообразие этих морфотипов по развитию эндэкзины — сплошной апертурной, как у C. hughesii, или вообще не выраженной. В самой верхней части зоны I, уже относящейся к нижнему альбу, найдены первые сетчатые трикольпатные зерна.

В средней части зоны II (средний альб) сохраняется с небольшими изменениями весь комплекс, перешедший из нижней зоны, но к нему присоединяются пентахотомосулькатные Asteropollis, тетра(пента)бревикольпатные "Stephanocolpites", более обильные трикольпатные формы, среди которых различимы тектатные и семитектатные варианты с разнообразной сетчатостью, а также трипоратные в тетрадах (Ajatipollis). Несколько выше в пределах верхнего

альба появляются трикольпороидные сетчатые и еще очень редкие субтреугольные формы с укороченной полярной осью, которые выдвигаются на первый план в раннем сеномане.

Во внутренних районах Северной Америки, на побережье эпиконтинентального моря отложения того же возраста содержат богатую палинофлору, позволяющую документировать некоторые эволюционные тенденции, в частности формирование трикольпороидного морфотипа с еще слабо выраженными поровыми эндоапертурами в центре каждой кольпы [Ward, 1986]. Тогда же осуществлялось преобразование радиально-симметричных трехапертурных форм в сферические многоапертурные, представленные в верхнем альбе Канзаса первой гексаругатной (гексапантокольпатной) пыльцой.

Разнообразные моносулькатные формы раннего и среднего альба эволюционно, по-видимому, связаны с мелкими моносулькоидами первого этапа, однако филогенетические взаимоотношения между ними и первыми трикольпоидами типа Tricolpites crassimurus, появляющимися в раннем альбе, остаются неясными. Дж. Дойль предполагает их происхождение от баррем-аптских моносулькоидов главным образом на основании сходства сетчатой скульптуры, которая, впрочем, характерна для всей раннемеловой ангиоспермоидной пыльцы и скорее может рассматриваться как признак уровня организации, чем родства. Промежуточных форм, подтверждающих переход от полярной борозды к трансэкваториальным кольпам, пока не известно. Нет достаточных оснований считать таковыми гетерополярные зерна с лопастной бороздой. Слабо документированным остается и переход от раннемеловых трикольпороидов к бреваксонатным (с короткой полярной осью) треугольным формам позднего мела.

В других среднеширотных меловых бассейнах северного полушария последовательность появления морфотипов ангиоспермоидной пыльцы несколько отличалась от вышеописанной. Так, в бассейне Сунляо (КНР) стадия Clavatipollenites соответствует баррему, мелких трикольпатно-полипоратных форм — апту (?), трикольпатных — альбу и сеноману, трикольпоратных — турону [Gao, 1982]. В Забайкалье самый нижний горизонт с покрытосеменными, датируемый барремом—аптом, содержит Asteropollis и редкие трикольпатные формы [Вахрамеев, Котова, 1977].

В экваториальной зоне трикольпоиды появляются значительно ниже аптских солей Западной Африки и Бразилии, перекрытых морскими слоями с фауной позднего апта — раннего альба и, таким образом, могут иметь раннеаптский или даже барремский возраст [Müller, 1966; Brenner, 1976] — на целый век древнее соответствующих форм в европейских и североамериканских палинофлорах. На том же уровне появляются зоносулькатные Afropollis. В Юго-Восточной Азии и Австралии, где ангиоспермоидная пыльца известна с альба [Muller, 1974; Dettmann, 1963, 1973], трикольпатные формы преобладают уже в самых ранних комплексах. Естественно возникает предположение о происхождении трикольпоидов на южных континентах, скорее всего в экваториальной зоне, откуда они затем проникали на север. Правда, Дж. Дойль приводит сведения о еще более древней кратковременной моносулькатной фазе развития ангиоспермоидной пыльцы в Экваториальной Африке, соответствующей уровню Clavatipollenites—Retimonocolpites на севере [Hickey, Doyle, 1977].

Независимо от того, появились ли экваториальные трикольпоиды одновременно с моносулькоидами или все же немного позднее их, прямые семофилетические связи между ними маловероятны по морфологическим соображениям. Примечательно, что раннее развитие трикольпоидов состоялось в недрах "элатеровой" палинологической провинции, для которой особенно характерны различные экваториальные выросты [Boltenhagen, 1982]. Это косвенно подтверждает предположение о происхождении экваториальных кольп от экваториальных выростов (а не полярных борозд), более подробно рассмотренное в следующей

главе. Среди африканских форм с экваториальными выростами стоит отметить альбский Sofrepites [Boltenhagen, 1982] — по-видимому, первую оперкулятную пыльцу (среди примитивных цветковых оперкулятная пыльца известна, в частности, у Menispermaceae).

Позднемеловая палинофлора, в которой сохраняют значение мелкие трикольпатные и трикольпоратные формы, особенно многочисленные в порубежных слоях мела и палеогена, существенно отличается от раннемеловой доминированием более сложных морфологических типов, в особенности бреваксонатных со специализированными апертурами. Переход от раннемеловой ангиоспермоидной пыльцы относительно простого строения к позднемеловой, по сложности не уступающей современной, а подчас и превосходящей ее, занял поздний альб — ранний сеноман, в общей сложности около 3—4 млн лет. В сеномане появляется группа Normapollis, объединяющая разнообразные изо- и гетерополярные в очертании треугольные три(коль)поратные формы с выступающими апикальными апертурами, представленная вначале относительно примитивными морфотипами, строение апертур которых быстро усложняется [Pacltová, 1971, 1977). Они достигают максимального разнообразия в туроне — раннем кампане, доминируя в пределах субтропической зоны северного полушария, о которой говорилось в начале главы. Подробная классификация группы Normapollis разработана М. Кедвешем [Kedves, 1983], выделившим пробреваксонатные формы, про-, эу-, пара- и постнормаполлис, в ходе эволюции которых осуществлялся переход от трикольпатных к трипоратным аннулятным апертурам. Среди ранних форм Atlantopollis — бревитрикольпоратный морфотип с простыми апертурами и столбчатым инфратектумом — не имеет эндэкзины [Kedves, Párdutz, 1983b], тогда как у Complexipollis эндэкзина развита лишь в области апертур, где она имеет ламеллярное строение, как и опорный слой (в ряде случаев ошибочно принимаемый за эндэкзину). Столбчатое строение инфратектума здесь может сменяться зернистым. Тектум перфорирован или пронизан канальцами, в некоторых случаях проходящими и через опорный слой [Kedves, 1982]. Некоторые черты морфологии Normapolles еще не вполне ясны. Так, Ж. Медус считает тетраэдральную конфигурацию нэкзины, описанную им у Oculopollis, реликтовой, унаследованной от птеридофитов с трехлучевым тетрадным рубцом [Médus, 1983).

В умеренной зоне Азии и западной части Северной Америки доминировала группа Aquilapollenites — изо- и гетерополярная пыльца с кольпами на специализированных выростах различной морфологии. Она появляется в туроне, распространяясь на юг вплоть до Индии и Калимантана [Muller, 1974]. Среди постоянных спутников Aquilapollenites отметим сильно уплощенные треугольные протеоидные формы с экваториальными угловыми апертурами в виде коротких кольп (Beaupreaidites) или аннулятных пор (Proteacidites) и сетчатой тектатной или семитектатной сэкзиной, лорантоидные трикольпоратные со струйчатой поверхностью и более длинными кольпами (Cranwellia), а также своеобразную Wodehouseia с экваториальной оторочкой, напоминающей моносаккус мезозойских голосеменных, и продолговатыми, меридионально ориентированными порами на обеих уплощенных полусферах [Хлонова, 1961].

В Африке и Южной Америке с сеномана распространяется характерный комплекс Constantinisporis — мелкая гетерополярная пыльца с порами на концах трихотомосулькатной апертуры — в сеноне проникающая в Индию [Srivastava, 1981]. Nothofagidites, индекс южной умеренной области (Антарктика, Новая Зеландия, Южная Австралия, Патагония), появляется в коньякском веке.

Палинологи проделали большую работу по сопоставлению морфологических типов меловой пыльцы с современными, пытаясь привязать их к определенным таксонам. Хотя такого рода сопоставления, как и для листьев, не всегда ведут к однозначным выводам, в некоторых случаях сходство оказывается весьма примечательным. Так, Clavatipollenites hughsei из нижнемеловых отложе-

ний очень похож на пыльцу Ascarina, Chloranthaceae, причем практически совпадают все признаки внешней морфологии и внутреннего строения, выявленные с помощью СЭМ и ТЭМ [Walker, Walker, 1984]. Возникает парадоксальная ситуация: самая древняя из известных сейчас форм ангиоспермоидной пыльцы может принадлежать современному семейству или даже роду (правда, по цветкам и листьям существование хлорантовых современного типа в раннем мелу не подтверждается). Другие формы Clavatipollenites, по мнению Дж. Уокера и О. Уокер, ближе к Myristicaceae. Asteropollis с пентахотомосулькатной апертурой сопоставляется с Hediosmum, по-видимому наиболее примитивным из современных Chloranthaceae, а Stephanocolpites — с Chloranthus, хотя тот же апертурный тип известен и среди Hamamelidae [Zavada, Dilcher, 1986].

Еще только в одном случае палинологи настаивают на принадлежности раннемеловой пыльцы современному семейству — речь идет о единственной находке тетрады с характерными признаками Winteraceae [Walker et al., 1983].

Однако не следует спешить с выводами. А.Ф. Хлонова и Т.Д. Сурова [1988] продемонстрировали ультраструктурные отличия Clavatipollenites от хлорантовых, тогда как тетрада альбских "винтеровых" имеет общий тектум — особенность, несвойственная Winteraceae. Так что вряд ли существовали в раннемеловое время современные семейства, не говоря уже о родах.

Что же касается остальных раннемеловых морфотипов, то сходство с современными ограничивается, как правило, отдельными особенностями строения экзины. Неравномерно-сетчатая скульптура, более тонкая или сглаженная на концах зерна и в области борозды, характерная для некоторых Liliacidites, встречается главным образом у однодольных [Walker, Walker, 1984]. "Кротоноидная" скульптура Stellatopollis известна у некоторых высокоспециализированных форм и относительно примитивных Monimiaceae (Atherospermoideae). Retimonocolpites с сетчатым тектумом, непосредственно прилегающим к нэкзине, не находит близких современных аналогов, хотя у некоторых Annonaceae (Malnea) крупноячеистая сеть соединена с нэкзиной только единичными гранулами [Waha, 1985].

Благодаря находкам цветков с сохранившейся пыльцой можно с уверенностью утверждать, что часть мелкой сетчатой трикольпатной пыльцы и некоторые трикольпороидные зерна из сеноманских и более молодых отложений принадлежали платаноидным антофитам, родственным Platanaceae и Altingiaceae [Красилов, 1976; Friis, 1985; см. также. табл. XXIV, фиг. 3—7]. Однако пыльца ранних ранункулоидов, пока не найденная в цветках, тоже должна была входить в этот комплекс.

Некоторые формы из группы Normapolles найдены в цветках, для которых предполагаются родственные связи с Myricales и Juglandales (скорее всего, в качестве сестринской эволюционной линии, имеющей общих с ними предков). В целом эта группа могла дать начало различным порядкам сережкоцветных (Hamamelidae) и розоидов. М. Завада и Д. Дилчер [Zavada, Dilcher, 1986] выделили по палинологическим признакам три группы сережкоцветных, сопоставляемые с пробреваксонатными формами и пронормаполлис, а также эу- и паранормаполлис классификации Кедвеша (см. выше). В первую и вторую группы входят Trochodendrales, Hamamelidales, Fagaceae (кроме Nothofagus) и Eucommiaceae, в третью — Myricales, Juglandales, Casuarinales, Ulmaceae и Nothofagus.

Другие характерные типы позднемеловой пыльцы пока не найдены в цветках. Aquillapollenites чаще всего сближают с Santalales [Jarzen, 1977; Wiggins, 1982; Muller, 1984]; Proteacidites и сходные формы — с Proteaceae, хотя они сходны также с Onagraceae и скорее могут рассматриваться как представители предкового комплекса Myrtales; Wodehouseia — с Geraniales (Balsaminaceae или Connaraceae, по А.Ф. Хлоновой).

В прошлом палинологи часто относили меловую пыльцу к современным таксонам, число которых казалось значительным [Chesters et al., 1967; Muller,

1970], но впоследствии многие их этих определений были пересмотрены. В последней сводке Мюллера [Muller, 1984, рис. 9] указано 25 порядков, определенных по пыльце из меловых отложений. Из них только два — Piperales (Chloranthaceae) и Magnoliales (Winteraceae) — из нижнего мела, семь из турона—сантона, остальные преимущественно из маастрихта. Едва ли все они достоверны, поскольку чаще всего имеется в виду более или менее условное сопоставление, как между Aquillapollenites и Santalales или Proteacidites и Proteales. Здесь нет необходимости перечислять порядки, появление которых по палинологическим данным оказывается значительно более поздним, чем по макрофоссилиям, как в случае Hamamelidales, Cornales и Saxifragales. Неопознанный в большинстве случаев остается пыльца Ranunculales. В то же время появление пыльцы Urticales и Celastrales в туроне, Arecales (в частности, нипоидных форм), Betulales, Ebenales (Sapotaceae), Ericales, Fabales (Cesalpiniaceae), Geraniales, Malvales (Buxaceae, Bombacaceae), Nymphaeales, Pandanales в кампане—маастрихте соответствует по времени или ненамного предшествует находкам макрофоссилий их тех же порядков. Стоит отметить также пыльцу Restionaceae из маастрихта Западной Африки [Hochuli, 1979], тогда как палинологические определения меловых злаков сомнительны [Muller, 1984].

Тропическая флора, возможно, содержит элементы, развивавшиеся автохтонно с мелового периода, хотя достоверных примеров такого рода немного. В частности, некоторые тропические Liliales (Bomarea) имеют характерную аурикулятную пыльцу, сходную с Auriculiidites из меловых отложений тех районов, где они произрастают в настоящее время [Meerow, Dehgan, 1985].

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА МЕЛОВЫХ АНТОФИТОВ

Обобщая сведения, приведенные в предыдущих разделах этой главы, отметим, что ископаемые остатки покрытосеменных появляются в барреме—апте практически одновременно в таких удаленных друг от друга районах, как Британские острова, Атлантическое побережье Северной Америки, Экваториальная Африка, Забайкалье, Северо-Восточный Китай. Несколько более раннее появление ангиоспермоидной пыльцы в вельде Англии (готерив) может быть связано с лучшей палинологической изученностью. В качестве ангиоспермоидной достоверно распознается пыльца, морфология которой соответствует синдрому спорофитной самонесовместимости. Поэтому справедливо замечание М. Завады [Zavada, 1984b] о том, что первое появление цветковых в палеонтологической летописи, в сущности, соответствует развитию этого синдрома. Пыльца растений с гаметофитным типом самонесовместимости может остаться нераспознанной. В этом случае приходится полагаться в основном на макрофоссилии.

В раннем неокоме на различных континентах найдены макрофоссилии ангиоспермоидных предположительно водных или околоводных растений — Montsechia и "Ranunculus" ferreri в Португалии, Baisia в Забайкалье, Tyrmocarpus на Дальнем Востоке. Вопрос об их принадлежности покрытосеменным пока остается открытым. Более достоверные крупномерные остатки появляются одновременно или немногим позднее пыльцы.

Довольно популярное в прошлом представление о длительном "скрытом" периоде эволюции покрытосеменных, не оставившем следов в летописи, и их внезапном появлении в уже вполне оформленном виде не соответствует современному состоянию палеонтологических исследований, позволяющих документировать постепенное увеличение численности, разнообразия, усложнение морфологического строя в течение позднего неокома—альба (около 20 млн лет). Отчетливо выявляются непрерывно-прерывистый, ступенчатый характер этого процесса, его связь с геобиологическими кризисами, соответствующими тихоокеан-

ской в готериве и австроальпийской на рубеже альба и сеномана фазам тектономагматической активизации. В то же время летопись раннего этапа эволюции все еще неполна из-за редкости первых покрытосеменных, преобладания среди них травянистых форм, малой пыльцевой продуктивности. Вероятность захоронения резко возрастает в связи с появлением древесных листопадных форм.

В настоящее время нет определенных указаний на существование древесных форм антофитов в доальбское время (находки древесины в апте не вполне достоверны). Альбские древесные остатки показывают, что первыми деревьями были преимущественно платаноиды (сопоставление с Icacinaceae менее обоснованно).

Практически одновременно (в пределах разрешающей способности палеонтологических данных) появляются листья ранункулоидного (Cissites, Menispermites, Populophyllum), мирикоидного (Celastrinites), лавроидного (Laurophyllum, Ficophyllum, Eucalyptophyllum) морфотипов и с признаками однодольных (Graminophyllum, Pandanophyllum, Acaciaephyllum, Plantaginopsis и др.). Они большей частью мелкие, без длинных гибких черешков, характерных для листопадных деревьев. Формы листовых пластинок разнообразны — простые цельные и лопастные, щитовидные, филлоидные, сложные с переходом в простые лопастные. Жилкование чаще перистое эукамптодромное, палинактинодромное или параллелодромное, сеть жилок высших порядков в ряде случаев неправильная ("дезорганизованная"), с невыраженным соподчинением ячеек. Характерно неравнодихотомическое (реже правильное вильчатое, как у Liriophyllum) ветвление первичных жилок, обычно псилобазальных (без пластинки на акроскопической стороне). В позднем мелу получают преимущественное развитие разнообразные лавроиды, розоиды типа Debeya и производные от них формы, платаноиды и, возможно, производные от них бетулоиды.

Наиболее распространенные типы устьиц — парацитный среди лавроидов, аномоцитный среди ранункулоидов и циклоцитный среди платаноидов и розоидов.

Находки флоральных органов известны с альба и более многочисленны в сеномане. Это преимущественно метельчатые, кистевидные и (появляющиеся несколько позднее) головчатые соцветия, структурные единицы которых отличаются от типичного цветка и носят скорее стробилоидный характер (Caspiocarpus, Caloda, Archaeanthus, Prisca). Наряду с ними в альбе появляются соцветия с настоящими цветками, имеющими циклическое строение (Hyrcantha). Ранние цветки, за исключением Archaeanthus, мелкие, с невзрачным околоцветником (цветки с крупными лепестками более обычны во второй половине позднемеловой эпохи). Встречаются диклинные и моноклинные формы. Эти органы классифицируются как ранункулантоидные, пионантоидные, лаврантоидные и гамамелантоидные. В позднемеловое время широко распространены более высокоорганизованные гамамелантоиды с конденсированными головчатыми соцветиями, троходендрантоиды, значение которых возрастает к концу периода, и нормаполлиантоиды. В сеномане появляются пери- и эпигинные цветки с гипантием, гетерохламидным околоцветником и синкарпным гинецеем. Среди гораздо более разнообразных сенонских розантоидов (Scandianthus, Sarysua), нормаполлиантоидов (Manningia, Antiquocarya, Caryanthus) и впервые появившихся дилленантоидов (Actinocalyx) существовали актиноморфные и зигоморфные, свободно- и спостнолепестные формы цветков с верхней и нижней завязью. Из отложений того же возраста происходят флоральные органы с признаками нескольких групп однодольных (более древние находки соцветий однодольных не вполне достоверны).

С появлением антофитов возрастает общее количество продуцируемых меловой растительностью мелких диаспор, большей частью лишенных специальных приспособлений для рассеивания [Binda, Nambudiri, 1983; Hall, 1963; Knobloch, 1983; Tiffney, 1984]. Правда, первые плодоподобные остатки — Tyrmocarpus, Onoana — довольно крупные и снабжены разнообразными выроста-

ми, возможно, характера глохидиев. Они наводят на мысль о первичной экзозоохорной стадии. Однако их принадлежность цветковым вызывает некоторые сомнения. Плоды из сеномана большей частью мелкие, до 4 мм, нескульптированные, семена менее 2 мм. Более крупные ниссоподобные плоды Trochodendrocarpus и настоящих Cornales (Nyssoidea) появляются не ранее турона, главным образом в сеноне. В карпофлорах этого возраста значительную часть составляли эндозоохорные плоды. В альбе и сеномане преобладают многосемянные листовки и капсулы, как у Archaeanthus, Prisca, Klikovispermum, хотя у альбского Caspiocarpus число семяпочек в карпели не более трех и может быть сведено к одной. Характерны остающиеся чашечки (Hyrcantha). Ценокарпные плоды получают широкое распространение, начиная с сеномана, причем преобладает пентамерное строение. Тогда же появляются орех (Caryanthus), семянка (Platanus) и несколько позднее, в туроне, ягода (Sabiaceae).

Преобладающий тип семяпочки среди среднемеловых антофитов анатропный, однако ортотропный также играет заметную роль, особенно в связи с распространением Chloranthaceae, Platanaceae, Normapollianthea и Urticales. Кампилотропные семяпочки (Curvospermum) появляются в сеномане [Khobloch, Mai, 1986] и более обычны в сеноне, преимущественно среди Theales и близких порядков. Тогда же возникает амфитропный тип.

Судя по Caspiocarpus и близким формам, двупокровность сочеталась с анатропной поляризацией семяпочки, однопокровность — с ортотропной, хотя эта закономерность не всегда выдерживается (см. Prisca). Крылатки получают распространение в конце периода, вероятно, в связи с формированием жизненной формы высокоствольного дерева. Мелкие крылатые семена типа Trochodendrospermum и Carinalaspermum [Красилов, 1976] особенно заметны в порубежных слоях мела и палеогена. Древнейшие ангиоспермоидные пыльцевые зерна сетчатые, семитектатные или перфоратные, со столбчатым инфратектумом (редуцированным у Retimonocolpites) и однослойной или двуслойной (апертурной или также внеапертурной) нэкзиной. Особый "кротоноидный" тип скульптуры Stellatopollis рассматривается как адаптация к насекомоопылению.

Монопоратные, моносулькатные простые и лопастные (три-пентахотомосулькатные), зоносулькатные, дискулькатные и трикольпатные типы апертур появляются на близких стратиграфических уровнях в пределах позднего готерива — раннего альба, а, по-видимому, производные от них трикольпоратные, перикольпатные и безапертурные формы — в альбе и трипоратные — в самом конце раннемеловой эпохи. Для позднемеловой палинофлоры характерны чрезвычайно разнообразные бревиаксонатные треугольные морфотипы с кольпатными и поратными угловыми апертурами сложного строения. В сеноне известны также формы со спиральной апертурой (извлеченные из хлорантоидных цветков).

Обращаясь к таксономическому составу меловой антофлоры, напомню, что определения выполнены большей частью по изолированным органам, связи между которыми достоверно установлены лишь в немногих случаях. В силу широко распространенной конвергенции органов в сочетании с неполнотой сохранности ископаемых остатков сопоставления с современными таксонами далеко не всегда достоверны. Для более надежных выводов необходимо, чтобы данные по одной категории органов подтверждались другими. Такие согласованные свидетельства существования в меловом периоде пока получены для небольшого числа порядков (табл. 2), причем в силу отличий меловых антофитов от современных, видимо, лучше говорить о приблизительном соответствии их группировок этим порядкам. Не могут быть достоверно отнесены ни к одному из существующих порядков раннемеловые однодольные (листья, пыльца типа Liliacidites), позднемеловые однодольные типа Taldysaja, сближаемые с Cyperales, группа Normapollianthea и соответственно пыльца Norma-

Таблица 2

Порядки современных цветковых, представленные в меловой флоре (исключая маастрихт) [по: Knobloch, Mai, 1986 (плоды и семена); Muller, 1984 (пыльца); и др.]

Порядок	Органы	Возраст первых находок
Alismatales	? Листья Alismaphyllum [Berry, 1911], пыльца Liliacidites	Альб
Annonales	? Пыльца Retimonocolpites (предположение автора)	Неоком
	? Плоды Triplicarpus [Velenovsky, Viniklar, 1926]	Сеноман
Arecales	Листья [Berry, 1916; и др.], пыльца	Сенон
Celastrales	Пыльца	Турон
Chloranthales	Цветки [Friis et al., 1986]	Альб
	Пыльца [Walker, Walker, 1984]	Неоком
Cornales	Плоды [Красилов, Мартинсон, 1982]	Турон—сантон
Cyperales	? Листья Dammarophyllum [Шилин, Романова, 1978], цветки Taldysaja [Krassilov et al., 1983]	Сенон
Diapensiales	Цветки [Friis, 1983]	Сенон
Dilleniales	Семена	Турон—сантон
Droserales	Семена	Турон—сантон
Ericales	Плоды	Турон—сантон
Geraniales	Соцветие [Krassilov et al., 1983]	Сенон
	? Пыльца Wodehouseia	Сенон
Hamamelidales	? Листья "Aralia" lucfera [Криштофович, 1958; Krassilov, 1977a]	Апт
	? Пыльца	Апт
	Цветки [Crane et al., 1986]	Альб
	Соцветия Caloda [Dilcher, Kovach, 1986], Lesqueria [Crane, Dilcher, 1984], по предложению автора	Сеноман
	Соцветия Steinhauera, Trochodendrocarpus [Красилов, 1979; и др.]	Сенон
	Семена	Сеноман
Juglandales	Цветки "Normapollianthea" [Friis, 1983, 1985], плоды Caryanthus	Сеноман
	Плоды Rhoiptelea, пыльца	Сенон
Laurales	Листья [Красилов, 1979; и др.]	Сенон
	? Цветки Protomonimia [Nishida, 1985]	Турон
Magnoliales	? Листья Liriodendropsis, сходные с Degeneria (предположение автора)	Альб Альб
	? Пыльцевые тетрады [Walker et al., 1983]	Альб
	Цветки [Seward, Conway, 1935; Красилов, 1979]	Сенон
	Семена	Турон—сантон
Myricales	? Листья Dicotylophyllum pusillum [Вахрамеев, Котова, 1977; предположение автора]	Неоком—апт
	Пыльца	Сенон
	Плоды	Сенон—палеоцен
Myrtales	Плоды, (?) цветки [Tiffney, 1977]	Сенон
Nymphaeales	Семена, пыльца	Сенон
Paeoniales	Листья, соцветия [Krassilov et al., 1983]	Альб
Ranunculales	Листья Cissites, Populophyllum, Menispermites, Vitiphyllum (предположение автора)	Апт
	Соцветие Caspiocarpus [Вахрамеев, Красилов, 1979] с листьями Cissites	Альб
	? Соцветие Archaeanthus [Dilcher, Crane, 1984; предположение автора]	Сеноман
	Семена Prototinomiscium	Турон—сантон

Таблица 2 (окончание)

Порядок	Органы	Возраст первых находок
Rhamnales	? Плоды Icacinicarya	Турон—сантон
Rosales	Плоды Asterocelastrus [Velenovsky, Viniklar, 1976; данные автора]	Сеноман
Rutales	Семена	Турон—сантон
Sapindales	? Листья Hollickia [Красилов, 1979]	Сеноман
	Семена	Турон—сантон
	Пыльца	Сенон
Saxifragales	Семена Laramisemen	Сеноман
	? Цветки [Bassinger, Dilcher, 1984]	Сеноман
	Цветки [Friis, Scarby, 1982]	Сенон
Theales	Плоды, семена	Турон—сантон
Urticales	Пыльца	Турон

polles, сближаемые с Juglandales, Myricales, Fagales, но палиноморфологически более специализированная, чем эти порядки (листья типа Myricaephyllum—Debeya—Dryophyllum, вероятно, принадлежат тем же растениям), пыльца Aquilapollenites, предположительно связанная с Santalales, и Proteacidites, ближе сопоставимая с Myrtales, чем с Proteales.

В табл. 2 не указаны порядки, появившиеся в позднем маастрихте и, в сущности, относящиеся уже к раннекайнозойскому этапу эволюции, на котором были представлены все крупные группы современных цветковых, за исключением, может быть, высших Caryophyllales и Asterales.

В заключение наметим следующие этапы развития меловых антофитов и их сообществ.

1. Готерив—апт, 125—112 млн лет назад, — появление единичных покрытосеменных, в основном травянистых, частью околоводных форм в сообществах мезозойского типа из птеридофитов, цикадофитов, хвойных, проангиоспермов; листья ранункулоидные, лавроидные, розоидные (мирикоидные), граминоидные, ализматоидные, большей частью мелкие; пыльца мелкая, сетчатая, моносулькатная и трикольпатная.

2. Альб, 112—104 млн лет назад, — увеличение численности остатков покрытосеменных, составляющих обычно около 15% всех фитофоссилий, главным образом птеридофитов, хвойных и гнетовых при сокращении цикадофитов; появляются древесные формы, а также водные с плавающими листьями; древесина платаноидная, членики сосудов с наклонными лестничными перфорационными пластинками; листья сложные, простые и переходного строения, нередко с кауломными признаками; цветки мелкие в различных соцветиях, диклинные и моноклинные, пыльца моносулькатная разных типов, трикольпатная, в конце этапа трикольпороидная, трипоратная и стефанокольпатная.

3. Сеноман (поздний альб), 104—100 млн лет назад, содержание остатков покрытосеменных в тафоценозах достигает 30—40%, в отдельных местонахождениях доминируют платаноидные листья; преобладают гамамелантные соцветия, в том числе сходные с Platanus, крупные стробилоидные цветки с гетерохламидным околоцветником; появляются синкарпные гинецеи, нижние завязи, гипантии, бреваксонатная пыльца Normapollis, кампилотропные семяпочки.

4. Турон—сантон, 98—86 млн лет назад, — антофиты превосходят голосеменных по разнообразию, во многих местонахождениях также по численности остатков; распространяются гамамелантоиды Trochodendroides—Trocho-

dendrocarpus, Magnoliales, близкие современным дилленииодные формы; пыльца Aquilapollenites, прогрессивные подгруппы Normapolles.

5. Кампан—маастрихт, 86—65 млн лет назад, — резко возрастает разнообразие антофитов на уровне семейств и родов; при общем доминировании нормаполлиантоидов, протосанталоидной (Aquilapollenites) и протомиртоидной пыльцы появляются многие современные таксоны, представленные пыльцой и макрофоссилиями, в том числе Fagaceae, Ulmaceae, Aceraceae, Geraniaceae, Arecaceae, Pandanaceae, Restionaceae, в конце этапа — Cyperaceae, Poaceae, формируются элементы дождевого тропического леса, в высоких широтах — смешанного листопадного леса, разнотравья, злаковников, водных сообществ с Nymphaeaceae, Lemnaceae, Potamogetonaceae, Hydrocharitaceae характерных для арктотретичной растительности.

ГЛАВА 5
ФАКТОРЫ ЭВОЛЮЦИИ И ФИЛОГЕНИЯ РАННИХ ПОКРЫТОСЕМЕННЫХ

В этой главе обобщены материалы, изложенные в предыдущих главах, с целью (вероятно, не вполне достигнутой) дать общую картину эволюционного развития покрытосеменных, процесса ангиоспермизации, протекавшего в течение длительного времени и охватившего, как мне представляется, ряд эволюционных линий. Ангиоспермизация хронологически и, по-видимому, каузально связана с глубоким изменением биосферы в меловом периоде, завершающем мезозойскую эру и предваряющем кайнозой.

МЕСТО, ВРЕМЯ И ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ АНГИОСПЕРМИЗАЦИИ

Местом возникновения покрытосеменных со времен Дарвина считали высокие широты — предположение, отчасти прояснявшее таинственность их внезапного появления (палеонтологические материалы из Арктики и Антарктики стали поступать лишь в конце XIX — начале XX в.), согласующееся с широко распространенным тогда представлением о примитивности сережкоцветных и подкрепленное находкой остатков покрытосеменных в меловых отложениях Западной Гренландии [Heer, 1969; Seward, 1926]. Впоследствии выяснилось, что гренландские покрытосеменные происходят главным образом из верхнемеловых отложений и, во всяком случае, не древнее альба [Koch, 1964]. Теперь уже довольно обширные палеонтологические материалы из меловых отложений Аляски, Северо-Востока СССР, Южной Австралии, Новой Зеландии, Патагонии, Антарктиды показывают, что первое появление покрытосеменных, учитывая палинологические данные, в этих районах приходится на альб, большей частью его средние и верхние горизонты, т.е. они появились здесь примерно на 10—15 млн лет позднее, чем в низких и средних широтах. Однако пересмотр представлений о месте возникновения произошел не столько под влиянием этих палеонтологических аргументов, сколько в результате смены господствующих морфологических концепций и признания магнолиецветных самыми примитивными из ныне живущих цветковых. Поскольку магнолиецветные сейчас распространены преимущественно в низких широтах, то к ним в первую очередь обратились взоры тех, кто интересовался историей этой группы. Некоторые исследователи, исходя из современного распространения наиболее примитивных семейств, указывали в качестве колыбели цветковых Гондвану (гипотеза, особенно привлекательная для сто-

ронников их происхождения от глоссоптерид), Юго-Восточную Азию или Океанию [Тахтаджян, 1970].

Логика подобных рассуждений, вообще говоря, далеко не безупречна. Даже согласившись считать Magnoliales предками всех цветковых, мы не можем утверждать, что их современное распространение совпадает с меловым, тем более что еще в неогене, по палеонтологическим данным, они были распространены гораздо шире. Кажется более логичным считать места, где эти примитивные растения сохранились до наших дней, своего рода естественными музеями, а не центрами формообразования [Stebbins, 1974; Sporne, 1974]. Далее, ареалы форм, признаваемых примитивными, далеко не всегда ограничены тропиками. Так, Magnoliaceae распространены от Гималаев до Японии и Курильских островов и от Аппалачей до Юго-Восточной Бразилии. Winteraceae встречаются во влажных горных тропических и умеренных лесах Мадагаскара, Мексики, Центральной и Южной Америки, Восточной Австралии, Новой Каледонии и Новой Зеландии. Гомоксильные Tetracentraceae обитают в Центральном и Юго-Западном Китае, Непале и Северной Бирме, Trochodendraceae — на Тайване, в Японии и Корее. Несмотря на эти неоднократно высказываемые соображения, гипотеза тропического происхождения цветковых оставалась весьма популярной и получила еще более широкое признание после работ Д. Аксельрода [Axelrod, 1952, 1959], пытавшегося обосновать появление этой группы и ее длительную — с позднего палеозоя по мел — "скрытую" эволюцию в горах тропиков, откуда они затем продвигались в средние и высокие широты. Немногочисленные критики теории Аксельрода указывали на недостаточность ее палеонтологического обоснования [Hughes, 1961a]. Палеоэкологический и тафономический анализ местонахождений раннемеловых покрытосеменных [Красилов, 1967] показал, что часть из них носит гипоавтохтонный характер, содержит остатки долинных растений, не претерпевшие значительной транспортировки.

Одно из теоретических возражений против горной гипотезы заключалось в том, что растительность склонов гор (если не говорить об альпийских лугах, аналогов которых в мезозое, вероятно, не существовало) представляет собой динамическую систему поясов, гипсометрическое положение которых не остается постоянным, смещаясь вверх или вниз под воздействием климатических изменений и других факторов. Нисходящие миграции приближают склоновые пояса к областям осадконакопления, в результате чего резко возрастает вероятность захоронения соответствующих остатков. Хорошо известны примеры нисходящих миграций в мезозое и кайнозое [Красилов, 1972б]. Крайне маловероятно, чтобы цветковые в течение нескольких геологических периодов оставались в верхних поясах, несмотря на неоднократные изменения климата и перестройки растительности.

Я. Мюллер специально исследовал проблему предполагаемого южноазиатского тропического центра [Muller, 1974]. По его данным, в альб-сеноманских отложениях о-ва Калимантан пыльца покрытосеменных составляет около 15% видов, т.е. существенно меньше, чем в европейских комплексах того же возраста, причем представлена в основном обычными на этом уровне трикольпатными и трикольпоратными формами. Сеноманская флора Андаманских островов имеет сходный состав. В Индии на п-ове Кач неоком-аптские отложения не содержат пыльцу покрытосеменных, которая появляется в альбе. И здесь преобладают трикольпоиды при отсутствии Clavatipollenites. Сеноманская флора Индии содержит больше Stephanocolpites, чем на Калимантане, но в целом имеет еще весьма архаичный облик. Nypa и другие индомалайские элементы появляются здесь не ранее маастрихта и большей частью уже в палеогене.

В то же время относительно раннее появление пыльцы покрытосеменных в нижнемеловых отложениях Экваториальной Африки и Южной Америки [Brenner, 1976] можно расценить как свидетельство в пользу теории Аксельрода. Однако

Д. Хикки и Дж. Дойль [Hickey, Doyle, 1977] отмечают, что эти данные относятся в основном к трикольпатной пыльце (добавлю, несвойственной магнолиевым), тогда как наиболее ранние находки моносулькатной ангиоспермоидной пыльцы в Англии и возле г. Вашингтона в США [Hughes, 1986; Hickey, Doyle, 1977] находятся значительно за пределами не только современной, но и меловой экваториальной области. Они, по мнению ряда исследователей, свидетельствуют о формировании первичных антофитов в рифтовой зоне, по которой затем произошло раздвигание берегов Атлантического океана.

Однако примерно на тех же широтах, около 40—50° с.ш., найдены древнейшие ангиоспермоидные макро- и микрофоссилии в Калифорнии (свита Шаста с Onoana), Забайкалье (Байса с Dicotylophyllum pusillum и Asteropollis), Монголии (Graminophyllum и другие травянистые формы) и Приморье ("Aralia" lucifera и Onoana nicanica в апте). Эти находки лишь немногим моложе или, может быть, того же геологического возраста, но менее точно датированы, чем приатлантические [Криштофович, 1926; Красилов, 1967; Вахрамеев, Котова, 1977; Chandler, Axelrod, 1961; Krassilov, 1982b]. К тому же следует отметить, что в азиатских нижнемеловых разрезах пока не проведен специальный поиск очень мелкой ангиоспермоидной пыльцы с помощью СЭМ. Поэтому мне представляется, что было бы преждевременно говорить о приатлантическом центре возникновения и расселения антофитов. Скорее процессы ангиоспермизации развивались повсеместно в пределах широкой экотонной теплоумеренной зоны северного полушария, хотя, разумеется, могли быть и отдельные центры более интенсивного формирования. Побережья Центральной Атлантики могли быть таким центром, и не только для покрытосеменных, но и для предшествовавших им гнетоидных проангиоспермов (гл. 3), пыльца которых здесь чрезвычайно обильна. Судя по возрастным взаимоотношениям между моносулькатным и трикольпатным типами ангиоспермоидной пыльцы, соответствующие группы первичных антофитов имели разные центры формирования в пределах атлантического сектора. Не менее вероятен центральноазиатский центр — Забайкалье, Монголия, Северный Китай, где также весьма разнообразны проангиоспермы и, по-видимому, раньше, чем в приатлантических местонахождениях, появляется пентахотомосулькатная пыльца типа Asteropollis.

Смена форм, которая на первом этапе палеонтологического исследования выглядит автохтонной эволюционной последовательностью, например появление в залегающих друг над другом слоях геологического разреза моносулькатной, пентахотомосулькатной, трикольпатной и бреваксонатной трипоратной пыльцы [Hickey, Doyle, 1977], может оказаться в действительности сложным сочетанием эволюционных и миграционных событий, отражающим взаимодействие между различными центрами формообразования. Хотя в деталях эти процессы еще далеко не ясны, имеющиеся данные позволяют предположить не только политопное, но и полихронное развитие ангиоспермизации. Так, моносулькоиды, появившиеся не позднее готеривского века, по морфологическим и биогеографическим соображениям не могли быть предками трикольпоидов, которые возникли в другом центре формообразования и от других проангиоспермов на несколько миллионов лет позднее. Если справедливо представление о реликтовой тетраэдральной форме нэкзины у Normapolles [Médus, 1983], то филогенетические связи этой позднемеловой группы с ранними трикольпороидами представляются маловероятными. Скорее их предками могли быть проангиоспермы, сохранившие, подробно Hirmerellaceae, птеридофитные черты в строении пыльцевых зерен (гл. 3). Следовательно, происхождение покрытосеменных могло быть не одноактным событием, а процессом, растянувшимся примерно на 20 млн лет, от неокома до раннего сеномана.

В отношении условий возникновения покрытосеменных и завоевания ими господствующего положения в растительном мире одни исследователи придают основное значение их морфофизиологическим преимуществам перед голосеменными, другие — изменению условий или тому и другому. В качестве преимуществ обычно называют проводящую систему с сосудами и ситовидными трубками, свойственную подавляющему большинству покрытосеменных, многопорядковое сетчатое жилкование листьев, защищенность семяпочек, прорастание пыльцы на рыльце, привлечение специализированных опылителей, двойное оплодотворение, распространение диаспор с помощью животных, разнообразие средств биохимической защиты. Некоторые исследователи обращают внимание на более активную, чем у голосеменных, конкуренцию мужских гаметофитов. Механизмы самонесовместимости — спорофитной (пыльцы на рыльце) и гаметофитной (пыльцевой трубки в столбике) — рассматриваются не только как средство против самоопыления, но и как форма полового отбора — презиготической оценки мужского гаметофита [Zavada, Taylor, 1986a].

Каждая из этих особенностей и все они в комплексе, вероятно, играли определенную роль в завоевании антофитами господствующего положения. Однако, чтобы лучше понять их значение, следует разделить доминирование в таксономическом и экологическом смысле. По таксономическому разнообразию антофиты в сотни раз превосходят современных голосеменных, тогда как сравнение с вымершими голосеменными затруднено из-за неполноты палеонтологической летописи. Сопоставление с животными показывает, что высокое видовое разнообразие обычно сочетается с мелкими размерами, хромосомным полиморфизмом и презиготическими механизмами репродуктивной изоляции. Это как раз те свойства, которые отличают покрытосеменных, и среди них в первую очередь наиболее разнообразные травянистые формы, от голосеменных.

По количеству ядерной ДНК (размеру генома) голосеменные значительно превосходят покрытосеменных (гнетовые, в особенности Gnetum, в этом отношении ближе к последним). По-видимому, близкие к предельным размеры гаплоидного генома у голосеменных препятствуют полиплоидизации [Ohri, Khoshoo, 1986], которая для покрытосеменных явилась важным фактором увеличения таксономического разнообразия.

Обращаясь к экологическому доминированию, сразу же отметим, что в занимающих огромные территории северных хвойных лесах (тайге) и влажных хвойных лесах Тихоокеанского пояса основная эдификаторная роль все еще принадлежит хвойным. При этом тайга может рассматриваться как молодая растительная формация, сложившаяся в типичном виде в плейстоцене (хотя горные темнохвойные леса гораздо древнее), тогда как флористически гораздо более богатые и разнообразные влажные хвойные леса Тихоокеанского побережья унаследовали свою основную структуру и даже некоторых доминантов (Taxodiaceae) от позднемеловой эпохи. Когда подобные леса покрывали большую часть суши, экологически господствующей группой растительного мира оставались хвойные, которым древние антофиты не могли составить серьезной конкуренции. В геологической истории этой группы форма высокоствольного пологообразующего ветроопыляемого дерева появилась относительно поздно, по-видимому, в связи с заполнением свободной экологической ниши, возникшей в результате вымирания древних гинкговых и чекановскиевых, начавшегося в середине мелового периода и завершившегося к его концу. Заместившие их покрытосеменные, главным образом Trochodendroides, платаноидные и позднее бетулоидные формы, также были листопадными или веткопадными (ветроопыление пологообразующих деревьев с неигольчатыми листьями, по-видимому, эффективно лишь в сочетании с сезонным листопадом, поскольку их листья создают слишком плотный фильтр

12. Зак. 1491

для пыльцы). Конвергентна и вторичная стробилярность соцветий ветроопыляемых древесных цветковых. Иными словами, эти деревья в основном повторяют эволюционные достижения голосеменных. Их превосходство перед хвойными деревьями не проявляется ни в размерах, ни в продуктивности. Если считать, что K-отбор по эффективности использования ресурсов среды увеличивает вклад в осевые органы, а r-отбор — в листья [Strauss, Ledig, 1985], то хвойные дальше продвинулись в первом направлении, чем антофиты.

По общему убеждению, ранние антофиты были относительно мелкими растениями [Красилов, 1972б; Stebbins, 1974; Hickey, Doyle, 1977]. Несомненно древесные формы появились лишь в позднем альбе — из отложений этого возраста известны первые находки древесины. Аптские и раннеальбские мелколистные двудольные с лавроидными, мирикоидными и мелкими лопастными листьями Rogersia, Celastrinites, Proteoides, "Aralia", Sapindopsis могли быть кустарниками, входившими в состав раннемеловой кустарниковой формации из цикадофитов, чешуелистных хвойных и гнетовых, в окружении которых найдены их остатки [Krassilov, 1973a]. Если вспомнить о зарослях саговников Encephalartos в каменистой саванне, временами почти скрытых в высокой траве куртинах вельвичии, на вогнутой верхушке стебля которой поселяются различные травянистые антофиты, не приносящие ей видимого ущерба, кустарничковой эфедры, покрывающей песчаные дюны, то мысль о повсеместном вытеснении предков этих в определенных условиях вполне конкурентоспособных растений покажется крайне маловероятной.

В то же время более разнообразные ранункулоидные формы — Proteaphyllum, Vitiphyllum, Populophyllum, Cissites, Menispermites из американской флоры Потомак, Caspiocarpus из Казахстана были травянистыми, а широко распространенный Nelumbites — скорее всего, водным растением с плавающими листьями. Водными или околоводными могли быть "Ranunculus" ferreri из нижнего мела Португалии и разнообразные ангиоспермоидные формы, сходные с однодольными, — американские Acaciaephyllum, Plantaginopsis, Alismaphyllum, португальские Montsechia, монгольские Graminophyllum, cf. "Potamogeton", cf. "Sparganium", а также проангиосперм Baisia. Конкуренцию им могли составить низшие растения и птеридофиты, обитатели широко распространенных в мезозое хвощево-папоротниковых маршей, причем плавающие папоротники появились практически одновременно с Nelumbites и близкими формами, заполняя вместе с ними вакантную экологическую нишу.

Сейчас многие исследователи приходят к представлению о ранних антофитах как "сорных" растениях, утвердившихся в неустойчивых условиях [Stebbins, 1974]. В различных вариантах этой гипотезы предполагается, что в качестве r-отобранных колонистов (эксплерентов, по Л.Г. Раменскому) ранние антофиты не встречали конкуренции со стороны голосеменных, не имевших соответствующих жизненных форм, или вытесняли их, нарушая сукцессионную последовательность развития мезозойских сообществ [Жерихин, 1981]. Они поселялись на новом аллювии в поймах рек [Hickey, Doyle, 1977] или в приливно-отливной зоне эпиконтинентальных морей, частично на засоленных почвах [Retallack, Dilcher, 1981b].

Рассматривая эти гипотезы, сразу же отметим, что развитие каждой новой группы организмов обычно начиналось с видов пионерной стадии ценотической сукцессии и носило некогерентный характер, т.е. не было подчинено жесткой структуре сложившегося биотического сообщества [Красилов, 1969, 1986]. Покрытосеменные, по-видимому, не составляли исключения. Однако, чтобы получить более конкретное представление о раннем этапе их эволюции, следует учесть, что мезозойские голосеменные и проангиоспермы значительно превосходили современных по разнообразию жизненных форм. Многочисленные палеоэкологические наблюдения показывают, что в умеренной фитоклиматической зоне юры и

мела наиболее распространенным растением ранних сукцессионных стадий была Czekanowskia, заросли которой наряду с диксониевыми и осмундовыми папоротниками покрывали поймы молодых речных долин и береговые равнины, недавно поднявшиеся над уровнем моря. Южнее аналогичную роль играли главным образом гнетовые (гирмерелловые), некоторые пельтаспермовые (Pachypteris) и беннеттиты, среди которых, возможно, существовали мангровые формы. Сообщества этих растений процветали задолго до и намного позднее появления покрытосеменных. Внедрение в них, видимо, требовало особых условий.

Среди средовых факторов, способствовавших формированию и распространению покрытосеменных, чаще всего называют сухость климата. По гипотезе М.И. Голенкина [1927], в меловом периоде впервые появились засушливые условия, уменьшилась облачность, возникла необходимость в защите семяпочек от высыхания и перегрева, цветковые получили преимущество над влаголюбивыми голосеменными. Хотя эта гипотеза представляла в крайне искаженном виде как эволюцию климата, так и экологию голосеменных, среди которых известно немало ксерофильных и гелиофильных форм (большинство саговниковых и гнетовых), она какое-то время была весьма популярной и даже получила поддержку палеоботаников, связавших появление покрытосеменных с аридизацией на рубеже юры и мела [Вахрамеев, 1952]. Г.Л. Стеббинс по общетеоретическим соображениям постулировал возникновение покрытосемянности в условиях сезонного семиаридного климата [Stebbins, 1965, 1974]. Д. Аксельрод [Axelrod, 1972] выдвинул дополнительную гипотезу эдафической аридности (сухости почв на гранитных и метаморфических породах, не зависящей от количества осадков) как фактора ускорения эволюции на ранних этапах становления группы.

Разнообразие ангиоспермоидной пыльцы в нижнемеловых соленосных отложениях Экваториальной Африки рассматривалось как подтверждение этих взглядов, поскольку мощное соленакопление несомненно свидетельствует о сухости климата. Однако юрские соли распространены гораздо шире меловых, что указывает на более сухой климат, особенно в поздней юре. В то же время по объему угленакопления меловой период превосходит юрский, причем угли широко распространены не только в умеренной зоне сероцветных отложений, но и в зоне красноцветов (см. гл. 4), достигая Северной Анголы и частично внедряясь даже в область соленакопления. Следовательно, климат зоны красноцветов, к которой приурочено большинство местонахождений древнейших покрытосеменных, концентрирующихся у ее северной границы, не был засушливым, хотя ряд палеоклиматологических индикаторов указывает на непродолжительный сухой сезон [Красилов, 1985].

Пыльца покрытосеменных появляется в геологическом разрезе ниже соленосной толщи, и, таким образом, развитие этой группы, по крайней мере на начальном этапе, не было непосредственно связано с аридизацией. По предположению Г. Реталлака и Д. Дилчера, мелколистность ранних антофитов представляет собой физиологический ксероморфизм, свойственный галофитам [Retallack, Dilcher, 1981b], однако галофильные цветковые соленых маршей и мангров относятся к высокоспециализированным группам. Подобные адаптации среди первых цветковых маловероятны.

По-видимому, трудно выделить один средовый фактор или один тип местообитаний, особенно благоприятный для ангиоспермизации. В то же время связь с эволюцией биосферы в целом явственно обнаруживается в хронологии первых появлений. Не только первые покрытосеменные, но и первые млекопитающие метатериево-эутериевого уровня организации, первые настоящие птицы, первые планктонные фораминиферы появляются в позднем неокоме, во время или сразу же после геологических событий тихоокеанской фазы тектономагматической активизации, пик которой приходится на готерив [Красилов, 1985]. Движения блоков по разломам земной коры, широкие проявления вулканизма были связаны

с изменением формы (выполаживанием) планетарной гипсометрической кривой, о чем свидетельствуют последующие обширные трансгрессии. Сопутствующие климатические изменения выразились главным образом в похолодании. Нарушение гомеостаза морских и наземных экосистем привело к вымиранию доминирующих групп ранненеокомских планктонных и бентосных организмов — кальпионеллид и бухий. На суше в пределах Сибирской области вымирают весьма многочисленные вплоть до валанжина Czekanowskia (они сохраняются в более южных местонахождениях Забайкалья и Монголии), сокращается численность беннетитовых и чешуелистных гнетовых, в частности уменьшается содержание Classopollis в пыльцевых спектрах. Численные соотношения в ряде случаев свидетельствуют о смещении поясов растительности с возвышенностей в низины. Намечаются резкие изменения в составе лимнобиоты.

В барремском и аптском веках происходит восстановление нарушенных сообществ, заполнение свободных экологических ниш, которое в условиях ослабленной конкуренции могло сопровождаться эволюционным экспериментированием, возникновением новых признаков. В ходе восстановления характерных раннемеловых сообществ голосеменных и проангиоспермов некоторое преимущество давали такие свойства, как вегетативная пластичность, сокращение репродуктивного цикла, большое количество и быстрая всхожесть семян [Хохряков, 1971]. Оогенез у покрытосеменных в среднем протекает в несколько раз быстрее, чем у голосеменных, — около десяти дней у Cichorium, примерно месяц у Gnetum, два месяца у Taxus [Favre-Duchartre, 1979]. Мелкие семена (около 1 мм) появляются у птеридоспермов, у проангиоспермов они свойственны кейтониевым и чекановскиевым. Однако с появлением покрытосеменных общее количество мелких диаспор резко возрастает. Мелкосемянность, вероятно, — одна из наиболее важных особенностей ранних цветковых, способствовавшая их успеху в качестве пионерных растений. Крупные семена, главная (но не единственная) функция которых — обеспечение развития проростка в условиях слабого освещения, появились позднее в связи с внедрением цветковых в сомкнутые лесные сообщества.

ЭВОЛЮЦИЯ СООБЩЕСТВ РАННИХ ЦВЕТКОВЫХ

Эти наиболее общие отличия покрытосеменных от большинства голосеменных, обеспечивающие превосходство главным образом на некогерентной фазе развития — в условиях продолжительного дисклимакса, поддерживаемого неустойчивостью средовых факторов, по-видимому, возникли на самой ранней стадии ангиоспермизации.

Анализ первых находок (см. гл. 4) показывает, что уже с самого начала существовали различные жизненные формы, входившие в разнообразные сообщества, чаще всего как единичные виды в окружении голосеменных и проангиоспермов. Таковы, например, находки Tyrmocarpus в неокоме р. Тырмы, Dicotylophyllum pusillum в верхнем неокоме или апте Забайкалья, "Aralia" lucifera и Onoana nicanica в апте Приморья.

Хотя принято говорить о "внедрении" покрытосеменных в мезозойские сообщества, как если бы возникновение этих растений произошло вне этих сообществ, в действительности гораздо более вероятно их автохтонное развитие в ходе восстановления нарушенных во время готеривского геобиологического кризиса фитоценозов. Потенциальные предковые формы — разнообразные проангиоспермы входили в сообщества нескольких типов. Наиболее заметную роль они играли в ранних сукцессионных сообществах с Czekanowskia, Dirhopalostachys, гнетовыми (Heerala из Усть-Балея; см. гл. 3) в зоне летнезеленых феникопсисовых лесов Южной Сибири и в кустарниковых цикадофитовых или чешуелистных хвойно-гнетовых формациях теплоумеренной и субтропической зон. Последние, судя по фациальной приуроченности, занимали обширные пространства на скло-

нах и в заболоченных долинах рек, по морским побережьям позади папоротниковых маршей или, замещая их в условиях относительно сухого климата, в приливно-отливной зоне на засоленных почвах. Кроме разнообразных беннетитов и гирмерелловых, в эти сообщества или их более мезофильные варианты входили кейтониевые, вероятно, Irania и другие проангиоспермы. Первые находки мелколистных двудольных чаще всего приурочены к ископаемым группировкам этого типа. Однако довольно многочисленные водные или околоводные ангиоспермоидные формы едва ли производны от кустарниковых. Скорее их предками могли быть проангиоспермы с аналогичными адаптациями, известные в триасе (Sanmiguelia) и раннем мелу (Baisia).

Следующий, альбский этап эволюции покрытосеменных связан с общей перестройкой морских и наземных экосистем в середине мелового периода, совпавшей с австроальпийской фазой тектономагматической активизации. Для наземной растительности наибольшее значение имело похолодание средних широт в начале альба и затем на рубеже альба и сеномана, отразившееся в первую очередь на составе цикадофитово-хвойно-гнетовой формации. Например, в раннем альбе Приморья число видов цикадофитов сократилось по сравнению с аптом в 2,5 раза (соответственно 26 и 10 видов). В середине альба происходит частичная регенерация цикадофитовых сообществ (этой фазе, вероятно, соответствуют недавно открытые местонахождения в вулканогенной толще бассейна р. Бикин, Северное Приморье, где в отдельных случаях доминируют Zamiophyllum и другие беннетиты), однако следующее похолодание конца альба — начала сеномана оказалось для них критическим. Некоторое увеличение численности цикадофитов в среднем сеномане [Красилов, 1985] и туроне уже не привело к восстановлению их статуса доминирующей группы.

Эти частично обратимые колебания численности в течение среднего мела (апта—турона) согласуются с климатическими изменениями и недвусмысленно указывают на климат как основной фактор, определявший исход конкурентных отношений с другими группами. Резкий подъем численности и разнообразия покрытосеменных в альбе вполне очевидно связан с упадком цикадофитов. Отличие от предыдущего этапа выражается не только в количественных показателях, но и в появлении первых группировок покрытосеменных. Если аптские виды чаще всего вкраплены по одному в сообщества мезозойского типа, то альбские чаще встречаются группами, хотя во многих местонахождениях этого возраста их нет вообще. Так, в нижнем альбе Приморья покрытосеменные обнаружены в трех местонахождениях из двадцати. В одном из них, возле с. Константиновки, по р. Раздольной, найдены "Cercidiphyllum" sujfunense, Laurophyllum sp., Dicotylophyllum sp. в сочетании с проангиоспермоидным Sujfunophyllum, разнообразными папоротниками, тремя видами цикадофитов — Nilssonia densinervis, Neozamites denticulatus, Sphenozamites sp. — и подозамитами из хвойных. Местонахождение по р. Третья Каменка в Партизанской впадине содержит мелкие лопастные листья "Aralia" lucifera и Cissites prodromus в сопровождении хвойного Elatides asiatica. Оба эти местонахождения приурочены к тонкозернистым породам с примесью туфового материала и не обнаруживают признаков транспортировки растительных остатков, что позволило автору [Красилов, 1967, с. 64] предположить произрастание покрытосеменных на пойме вблизи места захоронения. Третье местонахождение в среднезернистых косослоистых песчаниках м. Палец на восточном побережье Уссурийского залива содержит фрагментированные листья Sapindopsis cf. angusta, "Artocarpidium" sp., "Sassafras" ussuriensis вместе с папоротниками, цикадофитами Pseudocycas и Taeniopteris, а также хвойными Brachyphyllum и Elatides asiatica. Последний вид рассматривается как основной доминант формации влажных хвойных лесов второй половины раннемеловой эпохи, но, учитывая аллохтонный характер местонахождения, можно предположить, что в нем смешаны элементы лесной и кустарниковой формаций.

Местонахождения без покрытосеменных относятся к различным фациям — озерным, пойменным, пролювиальным. Возникает предположение, что в альбе произошла сегрегация сообществ с покрытосеменными и без них и что конкурентные взаимоотношения возникали не столько между отдельными видами покрытосеменных и голосеменных, сколько между этими сообществами. Такая ситуация, по-видимому, сохранялась вплоть до конца мелового периода, поскольку в нижнем сеноне и маастрихте Сахалина на фоне высокого разнообразия и частой встречаемости покрытосеменных известны местонахождения вполне мезозойского типа (папоротника, нильссонии, гинкго), не содержащие остатков этих растений.

Одним из важных событий альбского этапа экологической эволюции покрытосеменных было появление одновременно в различных точках земного шара — от Потомака до Колымы — плавающих листьев Nelumbites и несколько позднее плавающих столонов Quereuxia. Внедрение этих новых экологических форм (одновременно с водным папоротниками) в лимнофитоценозы было подготовлено и послужило дополнительным фактором эвтрофирования озерных водоемов, начавшегося в позднем неокоме с появлением водных проангиоспермов и ангиоспермоидных форм [Калугина, 1974].

В то же время покрытосеменные начали проникать в лесные формации, заполняя экологические ниши пришедших в упадок цикадофитов и гинкговых, росших под пологом хвойных лесов. Первым свидетельством такого проникновения Л. Хикки и Дж. Дойль считают относительно крупные мезоморфные листья Ficophyllum из первой зоны серии Потомак [Hickey, Doyle, 1977]. Однако более регулярные находки лавролистных антофитов относятся к более высоким горизонтам альба. Тогда же появляются платаноидные и розоидные формы. Постоянная приуроченность платаноидов к русловым и пойменным фациям указывает на рипарийный (тугайный) характер растительности, а обилие их остатков, образующих листовые кровли, — на сезонный листопад (современные платаны в основных чертах сохранили экологию своих меловых предков). Листопад мультифункционален [Hardwick, 1986], влияет на эдафические условия и аллелопатические взаимодействия между видами, формируя структуру сообществ.

Древесные остатки альбских антофитов обычно не толще 10 см, лишь в туроне известны стволы до 1 м в диаметре [Cahoon, 1972]. О размерах можно судить также по величине и частоте сосудов на единицу площади поперечного сечения [Wolfe, Upchurch, 1987]. Такого рода анализ показал, что среди меловых древесных двудольных преобладали кустарники и небольшие деревья. В богатой маастрихтской дендрофлоре Калифорнии крупные деревья составляли не более 15% [Page, 1981; Wolfe, Upchurch, 1987].

Сочетание ветро- и насекомоопыления также свидетельствует о широком распространении кустарниковых сообществ ранних антофитов [Batten, 1986], заместивших раннемеловую цикадофитовую формацию.

Таким образом, можно говорить по крайней мере о трех типах сообществ меловых антофитов — рипарийных платаноидов, кустарниковых розоидов и лесных подпологовых лавроидов.

Их взаимоотношения менялись в зависимости от климатических колебаний: в частности, похолоданиям, на рубежах альба и сеномана, турона и сенона сопутствовали экспансии платаноидов, тогда как роль лавроидов и розоидов возрастала в теплые фазы среднего сеномана и сантона—кампана.

Рипарийная формация была распространена интразонально, наиболее широко в умеренной зоне, тогда как лавролистные антофиты достигли значительного разнообразия в субтропической и теплоумеренной зонах, где возникла характерная для позднемеловой эпохи формация хвойно-лавролистных лесов [Красилов, 1979].

Параллельно морфотипу вечнозеленого лавролистного дерева формировались

жизненные формы древесных однодольных, которые вначале также могли расти под пологом хвойных.

Распад этих своеобразных лесных формаций и сегрегация входивших в нее жизненных форм, образовавших новые формации, характерные для кайнозоя, происходили на рубеже маастрихта и палеоцена как одно из главных событий переломного этапа эволюции биосферы. Довольно полная последовательность ископаемых флор, отражающая перестройку на рубеже маастрихта и дания, описана в восточных районах Азии [Красилов, 1976, 1979; Красилов и др., 1987]. В сеноне доминирует группировка хвойных Sequoia (в северных районах чаще Parataxodium)—Cupressinocladus—Protophyllocladus с лавролистными покрытосеменными Araliaephyllum (вопреки названию этот морфотип по строению эпидермиса сопоставляется с Sassafras и Lindera), Laurophyllum, Magnoliaephyllum, а также ранункулоидными и розоидными Liriophyllum, Debeya, Dalbergites, в рипарийных группировках разнообразны платаноиды. В позднем маастрихте Сахалина (угленосная пачка в разрезе по р. Августовке, залегающая выше слоев с аммонитами Pachydiscus) ряд местонахождений содержит только остатки папоротников и нильссоний, в других преобладают хвойные Parataxodium. Относительно редкие покрытосеменные представлены Trochodendroides, платаноидами Protophyllum, а также плавающими листьями Potamogetophyllum. На границе с вышележащией толщей туфопесчаников и туффитов происходит резкое изменение комплекса, затрагивающее все группы. Так, среди папоротников появляются Cyathea, Osmunda и Woodwardia, среди хвойных — Glyptostrobus и Metasequoia, замещающие меловых секвой и Parataxodium. В очень узком стратиграфическом интервале внезапно увеличивается содержание цикадофитов Nilssonia, Pterophyllum, Cycadites, которые затем полностью исчезают. Среди покрытосеменных на первый план выдвигаются Trochodendroides Credneria/(Platanus) и особенно бетулоидные формы Corylites и Alnites. Вместе с тем в переходных слоях еще встречаются архаичные ранункулоидные и лавролистные формы — Menispermites, Liriophyllum, Magnoliaephyllum, Macclintockia. В палеоцене доминирование полностью переходит к ульмоидным, бетулоидным, саликоидным и фагоидным формам, в частности к Dryophyllum.

Несколько менее резкой выглядит смена растительных группировок на Курильских островах, где в основании датского яруса описано местонахождение, содержащее остатки морских организмов — фораминифер, моллюсков, морских ежей — и остатки растений, снесенные с недавно поднявшейся над уровнем моря островной дуги. Здесь еще сохраняют свои позиции меловые Sequoia и Cupressinocladus, появляются характерные для датского века кипарисовые Androvettia со сросшимися листьями, а также не встреченные в сахалинских местонахождениях Pseudolarix и Picea. Среди покрытосеменных еще сохранились Debeya, Menispermites, Trochodendroides, Platanus, Viburniphyllum при полном доминировании Corylites, представляющего кустарниковую пионерную растительность, бурно развивавшуюся в условиях вулканизма, может быть на гарях. В спорово-пыльцевом комплексе переходящие из мела Aquilapollenites, Wodehouseia и другие формы составляют около 11% при доминировании трех-(бороздно)поровой пыльцы. Заметную роль играют Ulmoideipites (Ulmaceae) и Momipites (Juglandaceae).

Внутриконтинентальный вариант раннедатской флоры известен из цагаянских отложений Амурской области. Здесь рипарийная группировка древесной растительности из Taxodium, Platanus, Trochodendroides, Tiliaephyllum представлена не только чрезвычайно обильными остатками листьев, сплошь устилающих поверхность песчаников русловых фаций, но и в большинстве случаев хорошо сохранившимися соцветиями, соплодиями, семенами, что указывает на близость к месту захоронения. Alnus и Nyssa, вероятно, принадлежали тому же сообществу, тогда как более редкие или представленные только плодами Araucaria,

Podocarpus, Metasequoia, Myrica, Cyclocarya, Celtis, Papilionaceophyllum, Viburniphyllum могли расти на пойме или входить в состав плакорных лесных группировок. Примечательны находки Carex (первое достоверное появление), злаков Arundo, Phragmites, водных Potamogeton, Hydrocharis, Limnobiophyllum (Lemnaceae), несомненных Nymphaeaceae, определенных по корневищам, листьям и семенам.

Таким образом, в датском ярусе появляются хвойно-широколиственные леса — прообраз арктотретичной лесной формации кайнозоя, вероятно, околоводные злаковники, элементы разнотравья и сообщества водных антофитов, сохранившиеся без особых изменений до наших дней. Стоит отметить, что почти все деревья первых смешанных лесов датского века относятся или близки к родам с поздно распускающейся листвой (Platanus, Liquidambar, Carya, Ulmus, Nyssa, Tilia), которым свойственны укороченные побеги, тогда как большинство появившихся позднее арктотретичных доминантов — Populus, Carpinus, Acer, Aesculus — рано зеленеющие с рассеянно-поровой древесиной [Lechowicz, 1984].

Менее подробно изучено формирование вечнозеленых антофитовых сообществ, также, вероятно, вычленившихся из хвойно-лавролистной формации, в которой антофиты были подпологовыми деревьями и кустарниками. Возникновение на их основе высокоствольного пологообразующего вечнозеленого дерева не могло не сказаться на относительной эффективности ветро- и насекомоопыления в пользу последнего. Ветроопыляемые деревья, в частности хвойные, оказались в невыгодном положении и постепенно были вытеснены из долинных тропических лесов.

Я думаю, что сказанного выше достаточно для общего вывода о существовании определенной этапности в развитии жизненных форм ранних цветковых и их сообществ, тесно связанных с воздействием абиотических средовых факторов, и в первую очередь климата. На примере существовавших в течение многих миллионов лет мезозойских группировок видно, что растительное сообщество с определившейся экологической структурой представляет собой закрытую систему, внедрение в которую затруднено даже для видов, обладающих какими-то потенциальными преимуществами над резидентами. Внедрение значительно облегчается при стрессовых воздействиях (в данном случае главным образом климатических, для современной эпохи также антропогенных), образующих экологические бреши в структуре сообщества. Формирование жизненных форм ранних цветковых происходило в процессе заполнения подобных брешей — свободных экологических ниш, хотя некоторые ниши (например, плавающих растений) возникли впервые в связи с эволюцией антофитовых сообществ. Конкурентные отношения возникают на стадии формирования растительных сообществ, тогда как в климаксных системах конкуренция существует не столько внутри сообществ, сколько между ними.

БИОТИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ

Обращаясь к проблеме биотических факторов, сразу же отметим, что коадаптации между растениями и животными, переносящими пыльцу и диаспоры, свойственны главным образом устойчивым сообществам со сложной структурой (в частности, они гораздо чаще встречаются в тропиках, чем в умеренной зоне) и складываются под воздействием K-отбора. Для ранних антофитов, преимущественно пионерных r-отобранных растений, такие коадаптации, по-видимому, не играли ведущей роли. Clavatipollenites—Asteropollis сопоставляются с пыльцой Ascarina и Hediosmum, ветроопыляемых цветковых. Если диаспоры с глохидиями типа Tyrmocarpus и Onoana действительно принадлежали антофитам, то не исключена экзозоохория, хотя большинство более поздних диаспор морфологически ближе к анемо(гидро)хорным или эндозоохорным.

Растения используются животными в пищу, для укрытия, как места для спаривания и выращивания потомства. Эти отношения сложились еще в девоне [Scott, Taylor, 1983] и какое-то время носили характер односторонних адаптаций. В частности, стробилы хвойных использовались насекомыми для гнездования и как источник богатой белками пыльцы. А.П. Расницын [1969] связывает с посещением стробилов развитие полета у палеозойских жесткокрылых. Находки палеозойских членистоногих с прилипшей к конечностям пыльцой Monoletes, свидетельствующие о визитах к гигантским синангиям медуллозовых, у которых пыльца скапливалась в желобках между слоями спорангиев (см. гл. 3), вероятно, указывают на появление первых коадаптаций. Радиально-симметричные синангии птеридоспермов с центральной полостью, в которую открывались спорангии, по созревании превращались в чаши с пыльцой — первое приспособление такого рода, получившее дальнейшее развитие у беннетитов и цветковых. Пыльцевые предцветки беннетитов с проксимальными синангиями, трансформированными в нектарники (гл. 3), с точки зрения антэкологии представляли собой чаши с пыльцой и нектаром. Может быть, питание пыльцой, смешанной с сахаристыми выделениями нектарных железок, стимулировало посещение семенных предцветков из-за сахаристой опылительной капли и трансформации семяпочек в нектарники, как у вельвичии. Хотя голосеменные обычно не имеют пыльцевого клея, пыльца успешно переносится насекомыми, играющими определенную роль в опылении современных саговниковых и гнетовых наряду с ветроопылением или даже главную роль, в частности у Zamia [Tang, 1987] и Welwitschia. Часто находимая в тетрадах пыльца Classopollis свидетельствует о насекомоопылении (может быть, частичном) у мезозойских гирмерелловых. Описаны копролиты с пыльцой кейтониевых [Harris, 1946]. Сохранились также следы посещений насекомыми (преимущественно жуками) предцветков беннетитовых [Delevoryas, 1965]. В последней группе отношения с насекомыми несомненно носили характер коадаптаций.

Антэкология беннетитов была довольно разнообразной. Среди них встречались диклинные и моноклинные, частично клейстокарпные формы, им были свойственны протандрия и протогиния, дифференциация околоцветных брактей на толстые внешние и тонкие, вероятно, окрашенные (без устьиц) внутренние (гл. 3).

Таким образом, первые покрытосеменные, в сущности, не могли предложить насекомым ничего принципиально нового. Более того, ангиоспермия исключала механизм опылительной капли, поэтому у диклинных форм семенные органы не привлекали насекомых (не исключено, впрочем, что у кейтоний и по аналогии у первичных покрытосеменных опылительная капля выделялась экзостомом купулы). Тем не менее уже в альбе появляются как моноклинные цветки (Hyrcantha), так и первая пыльца с энтомофильной специализацией экзины (Stellatopollis). По-видимому, у первичных антофитов основным органом привлечения опылителей была тычинка (отчасти сохранившая это назначение в кантарофильных линиях и по сей день). Для посещения гинецея необходимо было его совмещение с андроцеем, чему способствовало раннее развитие механизма самонесовместимости.

Наиболее древние из известных нам пыльцевых зерен покрытосеменных имели сетчатую скульптуру экзины, характерную для растений со спорофитной несовместимостью [Zavada, 1984; Zavada, Taylor,1986a]. У современных цветковых существуют две формы самонесовместимости — спорофитная, при которой прорастание пыльцы ингибируется рыльцем, и гаметофитная, связанная с взаимодействием пыльцевых трубок и проводящей ткани столбика. Последнюю обычно считают первичной, но М. Завада и Т. Тейлор поддерживают противоположную точку зрения, отмечая относительно позднее появление столбиков в эволюции ранних антофитов. По их представлениям, самонесовместимость развилась как механизм полового отбора, причем адаптивный смысл покрытосемянности как раз

и заключается в создании условий для селекции мужских гаметофитов, которая является основным преимуществом цветковых.

Отмечу в этой связи, что половой отбор как следствие внутрипопуляционной конкуренции по линии репродуктивных ресурсов обычно не совпадает с направлением обычного, т.е. адаптационного, отбора, а нередко и противоречит ему, снижая общую приспособленность. Половой отбор, как правило (хотя есть и исключения), не создает преимуществ в интрапопуляционных и межвидовых конкурентных отношениях. Как форма полового отбора самонесовместимость может дать увеличение разнообразия, но не общей приспособленности. Однако мне представляется, что самонесовместимость следует рассматривать скорее в качестве одного из аспектов повышения семенной продуктивности. Среди голосеменных распространено абортирование семяпочек, опыленных генетически несовместимой пыльцой, снижающее семенную продуктивность. Аналогично у некоторых покрытосеменных (Theobroma) наблюдается абортирование целых цветков в результате реакции несовместимости между пыльцевой трубкой и семяпочкой [Zavada, Taylor, 1986a]. В тех случаях, когда семенная продуктивность имеет решающее значение, как у пионерных растений, предварительная оценка пыльцы, уменьшающая вероятность абортирования семенных структур, дает большое селективное преимущество. Механизм физиологической несовместимости у голосеменных и проангиоспермов недостаточно изучен. Можно лишь предположить, что длинная микропилярная трубка, как у вельвичии, рыльцевое микропиле, как у Larix leptolepis [Fiordi, 1984], и рыльцевые купулярные гребни, как у Leptostrobus stigmatoideus [Красилов, 1968a], связаны с этой функцией. Столбчатая структура инфратектума, обычно сочетающаяся с накоплением в экзине веществ, участвующих в реакции несовместимости [Heslop-Harrison, 1976], впервые появляется у триасовых пыльцевых зерен [Cornet, 1979] и характерна для древних гнетовых (гирмерелловых). Впрочем, едва ли можно исключить возможность того, что альвеолярная структура, свойственная цикадофитам, а среди проангиоспермов — Baisia, имела аналогичное назначение.

У кейтонии морфологическая покрытосемянность не была связана с селекцией пыльцы на рыльце, так как пыльцевые зерна проникали к семяпочкам. Большие скопления опавших купул с опыленными семяпочками могут указывать на их абортирование в результате реакции несовместимости. Обнаруженные мною пыльцевые зерна, задержанные в каналах, соединяющих экзостом с семяпочками, возможно, свидетельствуют о начавшемся формировании механизма физиологической несовместимости. Аналогично у ранних антофитов могло происходить смещение реакции несовместимости от семяпочек к проводящему каналу (подобно кейтонии, морфологически не оформленного столбика) и рыльцу.

Совершенствование механизмов самонесовместимости, функционально связанное первоначально с увеличением семенной продуктивности пионерных видов, явилось преадаптацией к моноклинии, в свою очередь открывающей возможность развития более устойчивых и эффективных коадаптаций в плане зоофилии.

В начале мелового периода еще не было таких специализированных опылителей, как пчелы (появились в туроне), и неизбежно происходило опыление чужеродной пыльцой. Специальные исследования показывают, что, например, переносимая колибри пыльца Delphinium nelssonii снижает семенную продуктивность Ipomopsis aggregata, и наоборот [Kohn, Waser, 1985]. На той стадии, когда судьба вида зависела от семенной продуктивности, зоофилия могла закрепиться лишь в сочетании с высокоразвитым механизмом селекции пыльцы.

Зачаточная моноклиния описана у древнейшей группы палеозойских птеридоспермов Hydrasperma и по крайней мере эпизодически проявляется у всех голосеменных, включая современных хвойных. Представление об абсолютном преобладании диклинии у голосеменных и проангиоспермов ошибочно, так как по крайней мере в двух больших группах — беннетитовых и гнетовых — моноклиния получила

широкое развитие. Примечательно, что она закрепилась у ряда высокоспециализированных форм, тогда как в большинстве эволюционных линий (Cycadeoidea, Williamsoniaceae, гнетовые) наблюдается переход от моноклинии к функциональной и затем к морфологической диклинии. У моноклинных беннетитовых с раскрывающимися цветками встречаются как протандрия, так и протогиния [Красилов, 1972б] — механизмы, способствующие закреплению моноклинии также и у покрытосеменных. Тем не менее в отсутствие механизмов физиологической самонесовместимости моноклиния чаще всего не поддерживается естественным отбором, чем и объясняется ее неустойчивость во многих группах голосеменных, несмотря на относительно высокую частоту мутаций, ведущих к совмещению пыльцевых и семенных органов. Последовательность появления в геологической летописи пыльцы с явными признаками синдрома спорофитной несовместимости в позднем готериве и затем, через несколько миллионов лет, моноклинных цветков (Hyrcantha) и определенно энтомофильной пыльцы (Stellatopollis) свидетельствует в пользу развиваемых здесь представлений о причинной связи между этими событиями. Они иллюстрируют весьма широко распространенные явления смены функций и восприятия новой функции, лежащие в основе преадаптации. Так, увлажнение рыльца для предохранения прорастающей пыльцы от высыхания послужило предпосылкой формирования селективной функции.

Мы знаем, что в альбе происходило массовое вымирание беннетитовых и других мезозойских проангиоспермов. Насекомые, связанные с этими растениями, также вымирали или переходили на покрытосеменных. О том, что покрытосеменные приобрели свою свиту насекомых преимущественно таким путем, косвенно свидетельствуют находки в верхнем неокоме—апте Забайкалья (время появления здесь первых покрытосеменных) трех видов ксиелид с пыльцой хвойных в зобе и кишечнике [Красилов, Расницын, 1982]. У современных насекомых этой группы только личинки питаются пыльцой хвойных, тогда как имаго перешли на цветковых. Здесь, по-видимому, в онтогенезе сохранился эволюционный путь, проделанный многими группами насекомых в период альб-сеноманской перестройки растительности.

Энтомофилия, вероятно, сыграла определенную роль в формировании на рубеже альба и сеномана жизненной формы вечнозеленого подпологового дерева, свойственной современным Magnoliales и, в частности, Winteraceae, цветок которых используется насекомыми как место спаривания и питания пыльцой. Один из опылителей винтеровых — Sabatinca (Micropterigidae) или близкий ей род (Parasabatinca) — найден в неоком-аптских янтарях Средиземноморья, что может указывать на весьма древние коэволюционные связи [Thien et al., 1985].

Магнолиецветные чаще всего опыляются жуками, и характерные особенности их цветка соответствуют кантарафильному синдрому, лежащему в основе сходства с предцветком беннетитов, которое породило стробилярную теорию происхождения цветка (см. гл. 1).

Крупные размеры цветка, расширение цветоложа, связанное с образованием посадочной площадки для относительно тяжелых насекомых, большое число флоральных органов (компенсирующее их поедание жуками), кортикальная проводящая система, способствующая лучшему питанию и механическому укреплению частей [Moseley, Uhl, 1985], — все эти "примитивные" признаки входят в кантарофильный синдром и не свойственны мелким альбским цветкам [Вахрамеев, Красилов, 1979; Krassilov et al, 1983]. По-видимому, в период появления первых цветковых жуки довольствовались предцветками беннетитов. Резкое сокращение последних в сеномане—туроне, по-видимому, не случайно совпало с появлением первых магнолиантоидных цветковых (см. гл. 4), в отдельных эволюционных линиях которых начал формироваться комплекс кантарофильных признаков.

Таким образом, имеющиеся данные свидетельствуют о ветроопылении или

смешанном ветро-насекомоопылении у первых цветковых, которые в альбе дали начало более специализированным энтомофилам ранункулоидной линии с мелкими цветками, собранными в рацемозные соцветия и, вероятно, опыляемыми Diptera. Значительно позднее выделяется кантарофильная линия. Дальнейшее накопление данных, возможно, покажет, что крупнейшие подразделения цветковых представляют собой группировки по опылительным синдромам. Специализация по опылителям, дающая преимущество в отношении экономии пыльцы и эффективности опыления, открывает большие дополнительные возможности увеличения видового разнообразия. Отбор со стороны насекомых идет главным образом по линии андроцея и может рассматриваться как форма полового отбора [Stanton, Snow, 1986].

Появление подпологовых ярусов вечнозеленых, преимущественно насекомоопыляемых антофитов, не было серьезным препятствием для эффективного ветроопыления в пологообразующем ярусе хвойных или платаноидных — троходендроидных (имеется в виду Troehodendroides, а не Troehodendron) деревьев. Можно предположить, что в лесных формациях позднемеловой эпохи ветроопыление и насекомоопыление существовали на паритетных началах, будучи распределены по ярусам хвойно-лавролистных и платанолистных сообществ. Лишь с распадом этих сообществ в конце эпохи наметилась дихотомия анемофильных и зоофильных лесных формаций и соответственно контрастных жизненных форм пологообразующего листопадного и вечнозеленого дерева. Появление последней привело к сокращению лесообразующей роли хвойных, сохранившихся в виде отдельных возвышающихся над пологом эмергентов, подобных Araucaria hunsteinii в лавролистных лесах Новой Гвинеи или же полностью вытесненных из тропического дождевого леса. В то же время становление хвойно-широколиственных лесов в конце мела — начале палеогена сопровождалось широкой "аментиферизацией" — формированием анемофильного синдрома у древесных покрытосеменных из нескольких параллельно развивающихся эволюционных линий.

Вышеизложенное противоречит широко распространенным представлениям о первичности энтомофилии и вторичности анемофилии, которая, по одной из современных гипотез [Crepet, 1981], развилась в семиаридных условиях (сейчас благоприятных для энтомофилии). Сочетание признаков анемофильного и энтомофильного синдромов у эоценовых Ulmaceae не может иллюстрировать переход от этномофилии к анемофилии, который у большинства доминантов хвойно-широколиственных лесов состоялся значительно раньше, в датском веке (и также не имел ничего общего с предполагаемым превращением первично насекомоопыляемых антофитов в ветроопыляемые). Смешанные признаки, о которых идет речь, скорее связаны с очередным раундом энтомофилизации ветроопыляемых цветковых во время эоценового климатического оптимума. Подобные реверсии, по-видимому, носили периодический характер и были связаны с глобальными климатическими циклами.

На стадии пионерных растений ранние цветковые должны были подвергнуться нашествию разнообразных фитофагов. Развитие средств биохимической защиты превратилось в важный аспект их эволюции [Cronquist, 1968]. По мере вхождения в климаксные растительные сообщества с преобладанием K-отбора, способствующего развитию более сложных коадаптационных отношений, происходила частичная трансформация средств отпугивания в механизмы привлечения, детергентов в аттрактанты [Pellmyr, Thien, 1986], давшая новый стимул биохимической эволюции.

Представления о путях биохимической эволюции цветковых в настоящее время весьма противоречивы. Основу неспецифической защиты голосеменных составляют конденсированные таннины, входящие также в арсенал защитных средств "розидного блока", тогда как в "магнолиевом блоке" аналогичную роль играют бензилизоквинолиновые алкалоиды. Представление о первичности "магнолиевого

блока" диктует вторичный переход на таннины у Rosidae [Cronquist, 1981], экологическое объяснение которого, как было отмечено в гл. 1, выглядит несколько натянутым. Более вероятна поддерживаемая большинством специалистов гипотеза независимой фитохимической эволюции "магнолиевого" и "розидного" блоков [Bate-Smith, 1972; Kubitzki, Gottlieb, 1984].

В биосинтезе бензилизоквинолиновых алкалоидов используются шикиматные предшественники — фенилаланин или тирозин, свидетельствующие о сокращении шикиматного пути по сравнению с голосеменными, которое может быть связано с переходом от древесной формы к травянистой [Kubitzki, Gottlieb, 1984b]. Утрата лигнинов, выполняющих не только укрепляющую, но и защитную функцию, и другие фитохимические преобразования педоморфного характера, вероятно, усилили стресс фитофагов, из-за которого первые травянистые покрытосеменные позднего неокома—апта оставались редкими растениями до тех пор, пока у них не появились новые, более специфические средства защиты в виде токсичных микромолекул.

Все эти процессы не могли не отразиться в эволюции фитофагов. Я уже упоминал, что замещение папоротниковых маршей и цикадофитовых кустарников мелколистными антофитами (и гнетофитами) в середине мелового периода означало резкое сокращение листовой массы. Параллельно происходила смена доминирующих групп растительноядных динозавров, у них появились клювы, мощные жевательные батареи. Очевидно, в их рационе теперь ведущую роль играли не крупные листья, а ветвящиеся побеги с мелкими листьями и репродуктивными органами, которые они могли обрывать на высоте 0,5—4 м [Béland, Russell, 1978]. Такая неизбирательная фитофагия [Wing, Tiffney, 1987] могла способствовать развитию эндозоохории и переходу от распространения семенами к распространению плодами. Более специализированные фитофаги — вымершие млекопитающие (многобугорчатые) были в основном древесными животными, что позволяет предположить появление сочных плодов в лесных сообществах подпологовых антофитов.

ОБЩАЯ СХЕМА ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ ЭВОЛЮЦИИ

Ранняя история антофитов породила множество гипотез (спустились с гор, распространились по глобальной рифтовой системе, расселились по берегам Тетис), которые скорее относятся к категории красивых, чем убедительных. Чтобы понять, что происходило на самом деле, следует обратиться к структуре мезозойской растительности. В начале мелового периода существовали четыре основных типа растительных сообществ [Красилов, 1972]: 1) папоротниковые марши на приморских и аллювиальных равнинах; 2) цикадофитовая (гнето-цикадофитовая, хвойно-цикадофитовая) кустарниковая формация в долинах рек, на склонах, может быть, на литорали в виде мангровых зарослей; 3) чешуелистые хвойные леса из араукариевых и таксодиевых, связанные переходами с предыдущим типом; и 4) летнезеленые феникопсисовые леса с гинкговыми и веткопадными хвойными из сосновых и подозамитовых. В качестве колыбели цветковых последние сразу же отпадают, так как в области их максимального развития, в Северной Сибири, эти растения появились с большим опозданием. Папоротниковые марши оставались антагонистом антофитовых сообществ вплоть до маастрихта [Красилов, 1979]. В чешуелистных лесах столь четко выражена листовая конвергенция, что появление здесь форм с иной листовой морфологией маловероятно. Остается цикадофитовый "чаппараль", где росло больше всего проангиоспермов. Еще в юре среди них эпизодически возникали ангиоспермоидные формы (например, летучки Problematospermum; см. гл. 3). Область преимущественного распространения формаций этого типа находилась между 50° с.ш. и 60° ю.ш. Она и была обширной ареной ангиоспермизации.

На рубеже юры и мела в Экваториальной Атлантике, в Монголии и Забай-

калье произошло резкое сокращение папоротниковых маршей. Вполне вероятна связь этого события с вулканизмом, поскольку самые обширные поля позднеюрских—раннемеловых базальтов находятся в Бразилии и Монголии [см.: Красилов, 1985]. Причинная связь могла заключаться в воздействии извержений на атмосферные и эдафические условия. Место папоротниковых маршей заняли наиболее активные эксплеренты цикадофитовой кустарниковой формации. Так появились первые гнето-антофитовые околоводные сообщества, позднее давшие начало водным формам. Замечено параллельное увеличение встречаемости пыльцы гнетовых и цветковых [Hughes, McDougal, 1986; Crane, Upchurch, 1987], между которыми, может быть, еще и не было четкой морфологической границы.

Следует отметить, что первый раунд ангиоспермизации в позднем триасе, давший Scoresbya, Sanmiguellia, Dinophyton, Cornetipollis и ряд других ангиоспермоидных форм (см. гл. 3), протекал в сходных условиях и тоже под влиянием мощного вулканизма как фактора дестабилизации растительных сообществ. Многие исследователи отдавали предпочтение горообразованию, полагая при этом, что происходящее в горах не находит отражения в палеонтологической летописи (горная гипотеза в таком случае оказывается непроверяемой и выпадает из числа научных). В действительности сопоставление одновозрастных местонахождений в межгорных впадинах (в частности, Сихотэ-Алинского и Охотско-Чукотского поясов) и на прибрежных равнинах по численности и разнообразию меловых покрытосеменных открывает возможность объективной оценки, которая оказывается не в пользу горной гипотезы [Красилов, 1979]. Лишь много позднее, на рубеже мела и палеогена, отмечается относительно раннее появление в горных областях ильмовых и березовых — ведущих семейств арктотретичной флоры.

Как и в других группах животных и растений, эволюция антофитов прошла некогерентную фазу разрыва фитоценотических связей, деспециализации, увеличения репродуктивного потенциала за счет педоморфной редукции вегетативной сферы. Представление о ранних антофитах как эксплерентах несовместимо с постулируемым в ряде исследований конкурентным вытеснением ими папоротников и голосеменных: эксплеренты не обладают столь мощной конкурентоспособностью, поэтому ведущая роль здесь отводится абиотическим воздействиям.

Дальнейшая экспансия цветковых связана с вымиранием термофильных беннетитов на рубеже альба и сеномана. Негативная корреляция между этими группами обнаружена в альбских местонахождениях Приморья [Красилов, 1967] и других мест. Ведущим экологическим фактором было похолодание, освободившее для антофитов ряд потенциальных экологических ниш в кустарниковой формации и под пологом хвойных лесов преимущественно в пределах широкого экотона между умеренной и субтропической зонами (около 50° с.ш.). В этот краткий период сложились основные типы меловых растительных группировок — рипарийная платаноидная, плакорная кустарниковая розоидная и подпологовая лавроидная в хвойно-лавролистных лесах.

Новые сообщества подверглись мощному прессу фитофагов, под воздействием которого формировались средства морфологической и биохимической защиты, а также коадаптации (ускорение развития, увеличение вегетативной пластичности и продуктивности, мелкие сухие плоды как приспособление к неизбирательной эндозоохории в кустарниковых формациях, сочные плоды в лесных формациях, древесные многобугорчатые). На обширных безлесных пространствах ветроопыление сочеталось с неспециализированным насекомоопылением. Специализации последнего предшествовали совершенствование системы самонесовместимости как средства повышения семенной продуктивности (предотвращения абортации цветков и гинецеев, опыленных несовместимой пыльцой) и развитие на этой основе моноклинии.

С вымиранием беннетитов к цветковым перешла их свита насекомых, в част-

ности жуков, появились кантарофильные стробилоидные цветки — магнолиантоиды. В хвойно-лавролистных лесах позднемеловой эпохи пологообразующий ярус был ветроопыляемым, подпологовый — насекомоопыляемым. Появление в конце эпохи пологообразующих вечнозеленых антофитов с широкими листьями препятствовало ветроопылению и привело к вытеснению хвойных из низинных тропических лесов. Во внетропической зоне под воздействием климатических изменений на рубеже мела и палеогена формировались хвойно-широколиственные летнезеленые леса, в которые вошли элементы меловых феникопсисово-хвойных лесов и рипарийных сообществ.

Эта общая схема вытекает из анализа большого числа местонахождений, количественных взаимоотношений между антофитами и другими растениями (папоротниками, беннетитами, гнетовыми), а также между различными группами антофитов. Автор склонен рассматривать ее как основу для дальнейших исследований.

МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ЭВОЛЮЦИЯ

Хотя Дарвин внес заметный вклад в антэкологию и как ботаник заслужил даже большее признание, чем как зоолог (он был избран во Французскую академию по отделению ботаники, но не прошел по зологии), дальнейшее развитие теории эволюции приобрело преимущественно зоологическую ориентацию. Не вдаваясь в разбор современного состояния теории эволюции, отчасти содержащийся в других моих работах [Красилов, 1986], отмечу лишь те положения, которые нуждаются в корректировках в применении к растениям. Эти предварительные замечания об особенностях эволюции растений помогут нам оценить альтернативные подходы к их классификации, в особенности позаимствованные, как кладизм, из систематики животных.

Генофонды видов принято считать генетически закрытыми системами, но это в большей мере относится к животным, чем к растениям, которые слабее защищены от экзогенной генетической информации — гибридизационной интрогрессии и вирусной (грибной) трансдукции генетического материала. Эти процессы придают эволюции растений сетчатый характер.

В силу меньшей интегрированности морфогенетических процессов у растений по сравнению с животными можно ожидать, что единичные мутации с резким морфологическим проявлением — макромутации — в меньшей степени влияют на жизнеспособность, чем у животных, и затрагивают лишь отдельные признаки, не оказывая заметного плейотропного воздействия на другие. Действительно, многие примеры, собранные Л. Готтлибом [Gottlieb, 1984], подтверждают возможность возникновения морфологического макрополиморфизма на основе мутаций в одном-двух локусах. К ним относятся, в частности, мутации, изменяющие аллометрические соотношения, взаимное расположение и ориентацию органов. Так, развитие актиноморфной или зигоморфной симметрии цветка, сферической или дисковидной формы плода, бескрылого плода или летучки, лучевых цветков сложноцветных, конденсации колосков злаков и т.д. может контролироваться одним локусом. Подобные различия нередко служат диагностическими для видов или даже родов. Прямые и поникшие цветки (тоже моногенный признак) посещаются разными опылителями: в первом случае чаще бабочками, во втором — пчелами и шмелями, что может привести к репродуктивной изоляции. Хотя такого рода данные носят по преимуществу предварительный характер, по их совокупности можно заключить, что у растений дискретная изменчивость формы и структуры органов определяется единичными мутациями, тогда как количественные признаки — размеры, вес, число частей — чаще находятся под полигенным контролем. Поскольку в надвидовой систематике учитываются главным образом признаки первой категории, то приходится признать, что единичные макромутации играют решающую роль в видообразо-

вании и филогенезе растений, скорее всего как первый шаг, задающий направление эволюционного развития, в которое затем вовлекаются многочисленные модификаторные гены, стабилизирующие и отшлифовывающие новый признак [Grant, 1975].

Тело растения формируется первичными и вторичными меристемами, активность которых проявляется более или менее длительное время и нередко носит периодический характер. Если у животных клеточная линия, дающая гаметы, обособляется в раннем онтогенезе и защищена от генетических изменений, происходящих в соматических клетках (хотя и здесь, возможно, существуют механизмы наведения мутаций, которых мы не будем касаться), то растения лишены подобного стабилизирующего механизма. Обособлению клеток, дающих начало гаметам, предшествует длительный процесс дифференциации тканей и органов. Клеточные линии, ведущие к инициалям репродуктивных органов (и в конечном счете к гаметам), развиваются в составе вегетативных тканей, подвергающихся разнообразным мутагенным и модификационным воздействиям. Накапливающиеся в них генетические изменения, кроме тех, которые репарируются в ходе мейоза, могут передаваться потомству. Этим, вероятно, объясняются наследование по типу длительных модификаций, генотрофия и аналогичные явления наследственной изменчивости [Grant, 1975], несвойственные (или свойственные в меньшей степени) животным и обусловливающие возможность быстрой адаптивной реакции на изменение среды. В то же время гистологическая организация апикальной меристемы, состоящей из относительно обособленных слоев туники и корпуса, в которых (как и в обособленных латеральных меристемах) могут накапливаться дифференцирующие мутации, способствует генетическому закреплению модификационных преобразований и автономной эволюции органов.

Возникающая в результате вышеупомянутых процессов обычно очень значительная генетическая изменчивость частично попадает под действие естественного отбора, который, однако, в мире растений действует не так или не совсем так, как у животных. Морфогенез растений в значительной мере управляется внешними стимулами, и задача естественного отбора нередко сводится к стабилизации физиологических механизмов, обеспечивающих единообразную реакцию (например, фотопериодическую) на средовые сигналы. Отбору в первую очередь подлежат такие признаки, от которых зависит фитоценотическая интеграция растения как члена определенного сообщества.

У растений (может быть, только у цветковых) существует некое подобие полового отбора в виде сложных селективных взаимоотношений между рыльцем (столбиком) и пыльцой (пыльцевой трубкой). Конкурентные отношения могут возникать между пыльцевыми трубками, мужскими гаметами и (в случае полиэмбрионии) зародышами. Признаки, находящиеся под давлением отбора, достигнув адаптивного плато, стабилизируются и в дальнейшем проявляют эволюционный консерватизм.

Однако какая-то часть морфологических признаков вообще выпадает из поля действия отбора. В селективном плане они практически нейтральны, и хотя морфогенетическая корреляция с отбираемым признаком может придать их эволюции некоторую направленность, во многих случаях из-за автономности меристем и соответствующих морфогенетических процессов у растений она почти не проявляется. В историческом развитии таких признаков на первый план выступают морфогенетические тенденции неадаптивного характера — это явление отмечал еще Дарвин [Darwin, 1859].

Для зеленых растений энергетические ресурсы далеко не всегда выступают в роли основного лимитирующего фактора. В отличие от животных, дифференциация по способу питания здесь не играет ведущей роли. Рост численности обычно сдерживается ограниченностью репродуктивных ресурсов и фитофагами.

Именно эти факторы определяют диверсификацию экологических ниш, разнообразие приспособлений репродуктивной сферы (значительно превосходящей в этом отношении вегетативную и соответственно более важную для систематики) и средств защиты (также дающих таксономические признаки высокого веса). Напряженность конкурентных отношений по тому или иному фактору у растений зависит от типа сообществ, в которые они входят. Сукцессионные взаимоотношения между сообществами могут рассматриваться как форма группового отбора, имеющая, по-видимому, для ценотически интегрированных популяций (ценопопуляций) большее значение, чем индивидуальный отбор. Резче, чем среди животных, проявлены адаптивные различия между видами ранних сукцессионных стадий (r-отобранными эксплерентами) и зрелого сообщества (K-отобранными виолентами). Эти различия во многом определяют противоречивые тенденции эволюции органов, к обсуждению которых мы переходим.

ВЕГЕТАТИВНАЯ СФЕРА

Морфология листьев ранних цветковых скорее согласуется с лептокаульной, чем пахикаульной формой роста, свидетельствуя против дурьяновой теории Е. Корнера [Corner, 1953]. Неожиданный аспект палеоботанических открытий заключается в преобладании на первом, раннемеловом этапе травянистых форм, в том числе водных, что противоречит утвердившемуся в литературе последних десятилетий представлению об их вторичности. Кроме разнообразия этих форм в позднем неокоме—альбе, заслуживают внимания также более ранние, пока недостаточно изученные водные формы титона—берриса (Montsechia, "Ranunculas" ferreri, Baisia, может быть, Tyrmocarpus). Современным голосеменным гидрофильные формы не свойственны, однако среди мезозойских проангиоспермов они могли быть представлены болотными Hyrmerellaceae, Sanmiguelia и Baisia.

Анатомически гомоксильные антофиты мало отличаются от цикадофитов — разграничение их ископаемых остатков в той или иной мере условно (см. гл. 4). Проблема происхождения сосудов покрытосеменных в значительной мере утратила остроту после того, как была показана гомология между ними и сосудами гнетовых [Muhammad, Sattler, 1982]. Беннетиты — еще одна группа проангиоспермов, в которой намечается тенденция к образованию сосудов, обнаруженных в листьях Otozamites lacustris, которые характеризуются также развитием аэренхимной ткани [Krassilov, 1982b]. У этого околоводного вида листья были погружены в воду (может быть, частично) — условия, казалось бы, не подходящие для формирования сосудов. Однако периодическое переувлажнение и высыхание листьев (как и у ранних околоводных антофитов?), возможно, предъявляло повышенные требования к их проводящей системе. Встреченные в листьях этого беннетита членики сосудов с простой перфорацией на одном конце и лестничной на другом среди покрытосеменных известны у Begonia [Carlquist, 1985], тогда как сосуды в листьях вообще характерны для пальм [Tomlinson, Wilder, 1984]. Простая перфорация, по-видимому, столь же примитивна, как и наклонная лестничная пластинка с большим числом перегородок. Последний тип перфорационной пластинки преобладает у альбских древесных покрытосеменных.

В отношении эволюции ситовидных трубок конкретных палеоботанических данных пока нет. Однако близость Austrobaileya к хлорантоидному комплексу, одному из наиболее древних, косвенно подтверждает первичность особенностей ее ситовидных элементов, морфологически промежуточных между ситовидными клетками голосеменных и члениками ситовидных трубок покрытосеменных. По ультраструктурным признакам они ближе к последним [Behnke, 1986]. Спутниковые клетки частью происходят от общей с ситовидными элементами инициали, частью гомологичны альбуминовым клеткам голосеменных.

Те же соображения подтверждают первичность однолакунного узла, по крайней мере для части двудольных. Хотя листья всех высших растений обычно рассматриваются как в основном гомологичные органы и некоторые их формы (например, чешуевидная) у антофитов практически те же, что и у голосеменных, "типичный" лист двудольного с широкой плоской пластинкой и многопорядковым сетчатым жилкованием в филогенетическом смысле остается, пожалуй, самым загадочным их органом. Внезапное появление именно такого типа листьев в середине мелового периода породило "проклятую тайну". Палеоботаники без колебаний определили по ним антофитов: ведь, кроме них, только Gnetum имеет подобные листья, что само по себе указывает на возможность их параллельного развития в разных группах, но не решает проблемы происхождения. Последняя включает ряд частных проблем, таких, как филогенетические взаимоотношения одно-, трех- и многолакунных узлов, спирального и декуссатного филлотаксиса, простых и сложных морфотипов с перистым и пальчатым жилкованием, с прилистниками и без них, характерными для однодольных параллелодромных, и реже встречающихся среди них листьев с ветвящимися жилками, как у двудольных (см. гл. 2). Традиционные решения этих проблем основаны главным образом на корреляциях признаков, выявленных у ограниченного числа таксонов и экстраполируемых на весь класс. К тому же одинаково обозначаемые структуры далеко не всегда гомологичны, тогда как гомологичные могут попасть в разные категории и соответственно в разные клетки корреляционных таблиц. Трудно сказать, насколько информативен, например, минус в графе "Прилистники", если речь идет о листьях с нектарниками, производными от прилистников, как у Prunus [Rüffle, 1980b]. Плюс в той же графе может относиться к органам совершенно различного происхождения. Не совсем ясно, имеет ли смысл настаивать на первичности сложного (А. Декандоль и его последователи) или простого (А. Имс и его последователи) листа, если листья, именуемые сложными, возникают в одних случаях за счет локализованной активности маргинальной меристемы, в других — в результате закладки листочков на стадии, когда эта меристема еще не выделилась [Periasamy, Muruganathan, 1985; гл. 3]. Изучение гистогенеза простых и сложных листьев гетеробластических побегов Fraxinus показало [Merrill, 1986], что лопасти простого листа развиваются как выросты зачаточной пластинки, а листочки вопреки теории Имса — как выросты зачаточной оси. В то же время инициация сложного листа у Sorbus больше соответствует модели фракционирования краевой меристемы.

В последнее время среди фитоморфологов укрепляется убеждение в морфогенетическом разнообразии листьев покрытосеменных, их возникновении различными путями [Howard, 1974]. Идея кауломного листа — "частичного побега", по А. Арбер [Arber, 1950], восходящая к А. Декандолю, получила дальнейшее развитие в работах Р. Саттлера [Sattler, 1974b; Rutishauser, Sattler, 1985], разрабатывающего концепцию кауломно-филломного континуума. Палеоботанические данные свидетельствуют о происхождении листьев голосеменных от ветвящихся кауломных систем прогимноспермов (макрофилы) или их конечных веточек (микрофиллы).

Палеозойские каламопитиевые еще сохранили кауломный лист (Alcicarnopteris), унаследованный некоторыми производными от них мезозойскими гнетовыми (Dinophyton, округлые в сечении "листья" которого, по-видимому, гомологичны конечным веточкам; см. гл. 3). Поскольку эти гнетовые входят в круг проангиоспермов, то не исключено, что первично кауломные листья перешли от них к покрытосеменным. В частности, недавно описанная альбская Tenuiloba [Serlin, 1982b] напоминает Dinophyton.

Однако у большинства покрытосеменных кауломные свойства листа, вероятно, связаны с гораздо более поздними процессами филломизации укороченного побега. " многих позднепалеозойских и мезозойских голосеменных листья



Рис. 49. Схема образования типичной сегментации листа меловых покрытосеменных от пучка листьев Chankanella [Красилов, 1967], переходящего в сложный и затем простой лопастной лист срастанием листочков

были собраны пучками на верхушках укороченных побегов, покрытых чешуями. Такие пучки характерны для части видов палеозойских Glossopteris, вероятно, для производных от них триасовых Linguifolium и нижнемеловых Chankanella [Красилов, 1967]. Эти листья имели языковидную или ланцетовидную форму, перистое жилкование со средней жилкой из раздельных пучков, отходящих в виде боковых жилок, соединенных анастомозами или без них. У подобных побегов наблюдается дифференциация листьев — краевые более мелкие и несколько неравнобокие, — а также их частичное срастание (рис. 49). Мелкие листья Glossopteris практически неотличимы от мезозойских Sagenopteris (кейтониевые), которые считаются листочками четырехпальчатого листа. Однако расположение листочков указывает на исходный декуссатный филлотаксис, и они нередко опадали отдельно, хотя лист мог отделяться и целиком, оставляя крупные выступающие рубцы, как у широколиственных антофитов.

Таким образом, Sagenopteris обнаруживает переходное строение между пучком листьев типа Glossopteris или Chankanella и сложным листом с отчетливо обособленными листочками. При этом краевая пара листочков обычно мельче центральной, имеет асимметричную пластинку, акроскопический край которой скошен у основания.

Из триасовых отложений Приморья С.А. Шорохова и автор описали полиморфные листья Imania, часть из которых имеет пальчатое строение, как Sagenopteris, и связана морфологическими переходами с перисто-пальчатыми вариантами, которым свойственно неравно-дихотомическое ветвление жилок [Красилов, Шорохова, 1970]. Более регулярную сегментацию листа, переходного от сложного к лопастному с дихоподиальным ветвлением главных жилок, нередко акроскопически голых у основания, демонстрирует юрская Scoresbya, сходство которой с Sagenopteris было отмечено еще Т. Гаррисом [Harris, 1935]. Множество сходных с Scoresbya форм с открытым жилкованием или редкими анастомозами описано из нижнемеловых отложений, причем некоторые из них встречены на одном стратиграфическом уровне (Baikalophyllum из апта Забайкалья) или даже в одном слое с несомненно ангиоспермоидными листьями. Так, Sujfunophyllum из нижнего альба Приморья, найденный вместе с Laurophyllum и другими покрытосеменными, имеет небольшую неравно-дихотомически расчлененную пластинку, сегменты которой выглядят в одних случаях как лопасти, в других — как листочки.

Незначительная морфологическая дистанция отделяет Scoresbya—Sujfunophyllum от разнообразных среднемеловых покрытосеменных с аналогичной сегментацией полиморфных сложных и простых лопастных листьев — Proteophyllum,

Manihotites, "Adoxa", Araliopsis, Debeya и др. Это обстоятельство было отмечено автором [Krassilov, 1973c], Э. Кноблохом [Knobloch, 1978] и Л. Рюффле [Rüffle, 1980a], который в качестве дополнительного довода приводит дихоподиальное ветвление семядолей современных покрытосеменных (Garuya floribunda), возможно повторяющих предковые признаки, утраченные взрослыми листьями (рис. 50).

Таким образом, в настоящее время мы имеем по крайней мере одну относительно полно документированную семофилетическую линию от верхушечных пучков листьев на брахибластах к сложным и простым листьям покрытосеменных. Дифференциация листового пучка, аналогичная описанной выше у Sagenopteris, наблюдается и в других группах, в частности у Czekanowskia из юрского местонахождения Усть-Балей, где этот род был впервые описан Геером. Здесь найдены экземпляры с модифицированными — укороченными и дистально утолщенными — булавовидными листьями, занимающими краевое положение в пучке. Если листья некоторых покрытосеменных гомологичны укороченным побегам, то видоизмененные компоненты исходного листового пучка могли превратиться в прилистники — один из типов прилистников, соответствующий концепции континуума [Rutishauser, Sattler, 1986].

Разнообразие листовых форм первых цветковых свидетельствует о существовании других семофилетических линий, развившихся параллельно вышеописанной. Aenigmatophyllum соответствует дваждыперистому листу цикадофитов (пельтаспермовых) с промежуточными перышками на рахисе, причем хронологическая дистанция между ними не настолько велика (поздние пельтаспермовые известны из нижнего мела), чтобы считать это сходство вторичным. Цикадофитового облика листья Comptonia (Myricaceae), возможно, производны от Aenigmatophyllum.

Sapindopsis, один из наиболее широко распространенных альбских морфотипов сложного листа, также, вероятно, относится к предковой линии Myricales—Juglandales [Ruffle, 1980b]. У него наблюдается перевершинивание — замещение верхушечного листочка боковым — кауломный признак, характерный для пельтаспермов [Kerp, 1986].

Развитие филлодиев (иногда сохраняющих миниатюрную листовую пластинку) у беннетитов и находки нижнемеловых филлодиевидных листьев типа Plantaginopsis (см. гл.3, 4) косвенно подтверждают филлодийную интерпретацию параллелодромных листьев [Arber, 1918; Kaplan, 1970], ушки которых в этом случае соответствуют прилистникам.

Сейчас уже довольно многочисленные находки среднемеловых ангиоспермоидных листьев с дихотомически ветвящимися, редко или регулярно анастомозирующими жилками — Baikalophyllum, Sujfunophyllum, Diplophyllum из чешского сеномана [Khobloch, 1978] — показывают что того же типа жилкование современной Kingdonia (Ranunculales) действительно примитивно. Многопорядковое сетчатое жилкование формировалось параллельно в нескольких линиях ранних двудольных в течение позднего неокома—альба [Hickey, Doyle, 1977]. Однако на том же уровне известны цельные листья с относительно регулярной сетью жилок высших порядков и краевой жилкой — Ficophyllum, Laurophyllum, Eucalyptophyllum и др. Один из возможных путей формирования таких листьев описан на примере палеозойских гигантоптерид (едва ли связанных с цветковыми прямым родством), где цельная сетчато-нервная пластинка развилась на основе дваждыперистого прототипа с когерентными — срастающимися, но сохраняющими первоначальное жилкование перышками [Asama, 1960]. При этом комиссуральные жилки между когерентными перышками могли образовать ячейки первого порядка (см. рис. 15). Слияние сегментов связано с активностью их краевых меристем, которые в итоге оказываются внутри когерентной пластинки, превращаясь в пластинчатую меристему (рис. 51).

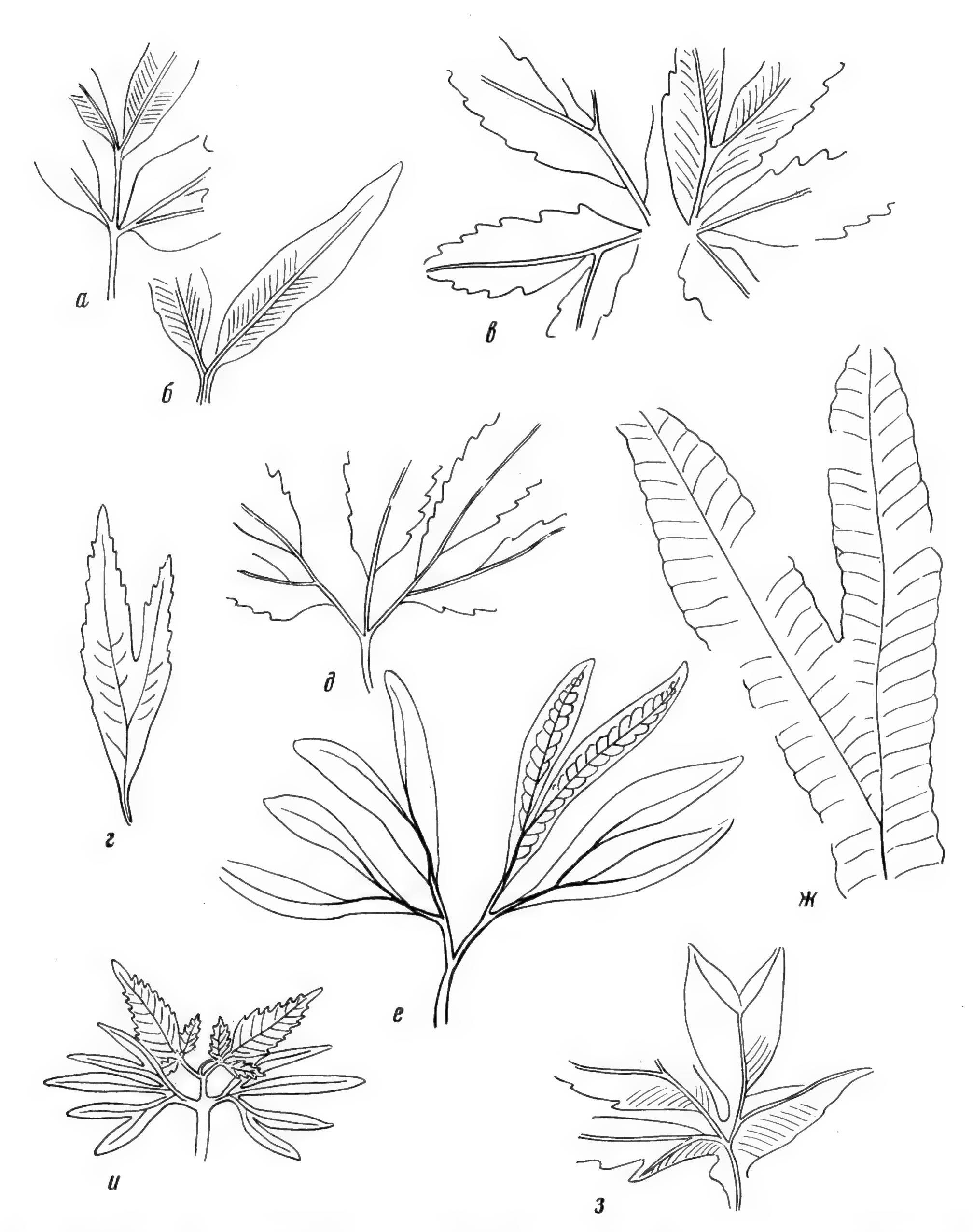


Рис. 50. Листья с симподиальным ветвлением главных жилок и одностороннее-псилобазальными сегментами

а, б — Imania, триасовый род, сближаемый с кейтониевыми; *в* — Scoresbya, юрское растение из той же группы; *г, д* — Proteophyllum, покрытосеменное из верхнего мела Чехословакии; *е* — Halyserites из тех же отложений; *ж* — Gigantopteridium americana, пермские отложения США; *з* — Sujfunophyllum, ангиоспермоидный раннемеловой лист; *и* — Garuya floribunda, современное растение с семядолями аналогичной формы [Красилов, Шорохова, 1970; Harris, 1935; Knobloch, 1978; Asama, 1976; Красилов, 1967, Rüffle, 1980a]

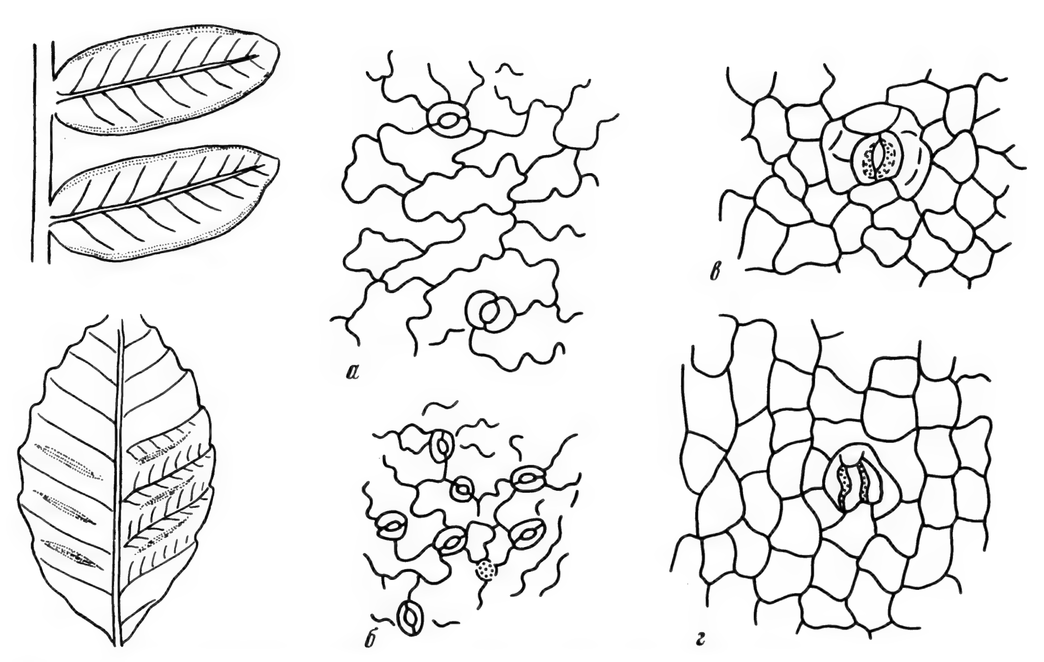


Рис. 51. Схема превращения краевой меристемы листовых сегментов (обозначена точками) в пластинчатую меристему когерентного листа

Рис. 52. Сопоставление эпидермальных типов примитивных цветковых и прангиоспермов
а — Kingdonia uniflora, современный вид цветковых; *б* — Sagenopteris colpodes, юрский вид кейтониевых; *в* — Debeya tikhonovichii, меловой вид цветковых; *г* — Angarolepis odorata, юрский вид гнетовых [Hu, Tian, 1986; Harris, 1964; Красилов, 1979; Krassilov, Bugdaeva, 1987]

Повышенная меристематичность листа покрытосеменных находит выражение в морфологии устьичных аппаратов, среди которых обычны синдетохейльные типы. Мне представляется, что классификация устьичных аппаратов, несмотря на имеющиеся в этой области детальные разработки [Баранова, 1985; Guyot, 1985; Inamdar et al., 1986], все еще несовершенна. Разграничение мезогенного и перигенного онтогенетических типов не отражает существа дела, поскольку перигенными называют околоустьичные клетки, образовавшиеся как непосредственно из окружающих меристемоид протодермальных (т.е. "агенные" побочные), так и в результате их деления вблизи меристемоида [Rasmussen, 1983]. Для морфологии зрелого аппарата решающее значение имеет меристематическая активность как самой устьичной инициали, отчленяющей мезогенные побочные клетки, так и вокруг нее, дающая перигенные клетки, ориентировка которых контролируется устьицем. Возникающие при этом синдетохейльные аппараты имеют устойчивую конфигурацию побочных клеток, имеющую определенное филогенетическое значение (рис. 52).

Среди проангиоспермов синдетохейльные латероцитные и тетрацитные устьица (с мезогенными и мезоперигенными по происхождению побочными клетками) свойственны беннетитам и гнетовым. Среди антофитов эти устьичные типы сохранились практически без изменений у многих однодольных [Tomlinson, 1974; Rasmussen, 1983; Wilder, 1983]. Устьичные аппараты чекановскиевых с характерным лепестковидным расположением побочных клеток названы мною петалоцитными [Красилов, 1968б]. Практически тот же стоматотип описан М.А. Барановой [1986] у Chloranthaceae как стефаноцитный.

Среди ранних цветковых существует также дифференциация по погруженности замыкающих клеток и характеру их утолщений: в хлорантоидной и

мирикоидной линиях они обычно ниже уровня побочных и нередко имеют пластинчатые утолщения периклинальных стенок, как у беннетитов и мезозойских гнетовых, тогда как ранункулоидная линия с непогруженными замыкающими, утолщенными лишь вокруг апертуры клетками в этом отношении ближе к кейтониевым.

ЦВЕТОК

В гл. 2 были отмечены семантические затруднения, возникающие в связи с цветком как наиболее характерным органом цветковых, т.е. растений, обладающих цветком. Представление о цветке как уникальном образовании, которое могло возникнуть лишь однажды, укрепляет позиции сторонников монофилии цветковых. Парадигматический цветок красивоцветущих растений состоит из кругов околоцветных, тычиночных и пестичных органов, расположенных в акропетальной последовательности. Логика типологического мышления требует, чтобы каждое растение, отнесенное по тем или иным (ксилемным, листовым, тычиночным, карпеллярным, эмбриологическим) признакам к классу антофитов, имело цветок; и если парадигматического цветка не обнаруживается, значит, он редуцирован или модифицирован до неузнаваемости. Следуя этой логике, приходится именовать цветком единичную тычинку ("редуцирован до единственной тычинки"), пестик или даже семяпочку, погруженную в ось. Так и возникает "гипноз цветка", о котором писал В.Н. Тихомиров [1986].

Некоторые исследователи искали выход из тупика в признании филогенетической разнотипности цветков — эуантиевых и псевдантиевых или голантокормоидных и антоидных (см. гл. 1, 2), но схемы формирования цветка оставались умозрительными и потому неубедительными. Кроме того, я считаю недопустимым использование теоретических понятий филогенетики в качестве описательных терминов. Единичную тычинку следует именовать тычинкой, а не цветком, эуантием или антоидом. Стробил остается стробилом независимо от того, растет ли он на ветке с иглами или сетчато-нервными листьями. Решительный шаг в преодолении "гипноза цветка" сделал К. Леруа, описавший "соцветие" Hedyosmum с сотней "однотычиночных цветков" как стробил [Leroy, 1983], но порвать с давней традицией, разумеется, нелегко.

Чтобы как-то продвинуться в познании природы цветка, нужно привлечь хотя бы ту, пока еще скудную историческую информацию, которой мы сейчас располагаем. Парадигматический насекомоопыляемый цветок, в сущности, представляет собой чащу с пыльцой и (или) нектаром. Первые попытки создания подобных структур относятся ко времени, значительно предшествующему появлению настоящих цветковых. Гигантские радиальные синангии палеозойских птеридоспермов имели центральную полость, в которую высыпалась пыльца из спорангиев, вскрывавшихся проксимальной щелью. Пыльцевые предцветки беннетитов (Weltrichia) имели форму зубчатой чаши, образованной проксимально сросшимися спорангиофорами, базальные синангии которых трансформировались в нектарные железки. Уплощенно-радиальный пыльцевой "цветок" вельвичии также имеет секретирующий орган, развившийся из семяпочки. Таким образом, цветкоподобные структуры могли развиться на различной морфологической основе. Образования, которые рассматриваются ниже в качестве прототипов цветка, можно отнести к трем категориям.

1. Антокормоиды. Термин "антокорм" предложен А. Мёзе как обозначение гипотетической ветвящейся репродуктивной системы, исходной для голантокормоидного цветка или соцветия. В применении к реально существующим структурам он означает укороченный побег с верхушечным собранием пыльцевых и семенных органов среди катафиллов и неизмененных листьев. Примером наиболее примитивного диклинного антокормоида может служить брахибласт Ginkgo, апикальная зона которого, окруженная наружными толстыми и внутрен-

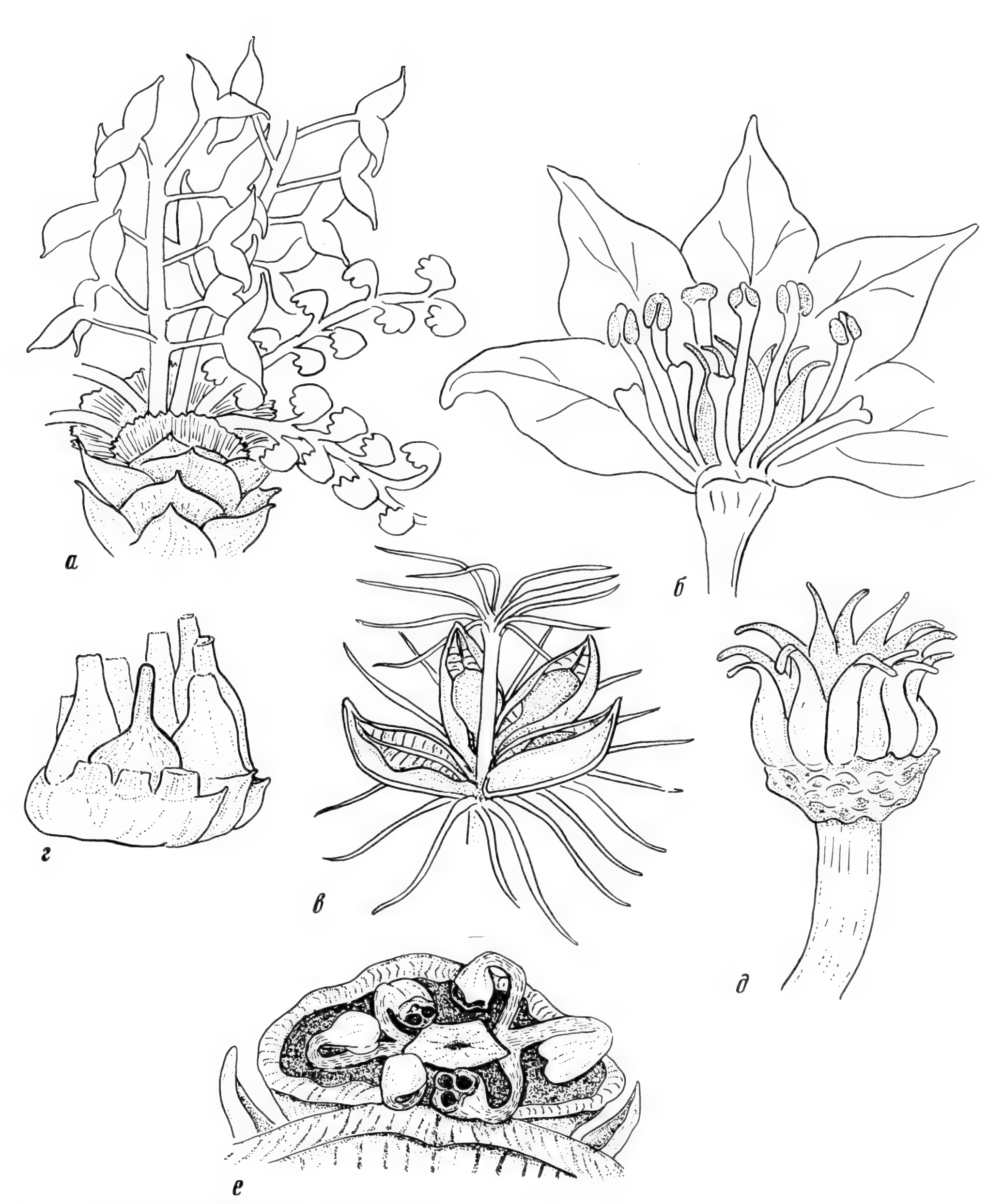


Рис. 53. Антокормоиды и антостробилоиды

а — гипотетический прототип антокормоидного цветка, сочетающий признаки Irania, Dirhopalostachys и Semionandra; *б* — цветок примитивного современного цветкового Kingdonia [Hu, Tian, 1986]; *в* — Eoantha; *г, д* — Illicium, палеогеновый цветок с выступающей флоральной осью и современный плод [Tiffney, Barghoorn, 1979]; *е* — Welwitschia mirabilis, пыльцевой предцветок, по гербарному экземпляру

ними тонкими брактеями, продуцирует пыльцевые стробилы, овулифоры с двумя семяпочками и перемежающиеся с ними обычные листья. Последние свидетельствуют о недалеко зашедшем процессе фертилизации антокормного апекса. Юрская Irania (см. гл. 3) иллюстрирует более продвинутую стадию. Ее фертильные брахибласты того же типа, что и у гинкго, но единственный семенной

стробил занимает строго апикальное положение, тогда как пыльцевые стробилы расположены вокруг него в пределах апикальной зоны. Есть основания полагать, что семенные и пыльцевые органы кейтониевых (Caytonia—Caytonanthus), чекановскиевых (Leptostrobus—Ixostrobus) и диропалостахиевых были собраны таким же образом (рис. 53).

Среди меловых флоральных структур Archaeanthus, в сущности, представляет собой малоизмененный антокорм типа Irania с апикальным стробилоидным гинофором, вокруг которого располагались тычиночные органы и брактеи. Prisca — рацемозный антокорм, ветви которого похожи на стробилы Leptostrobus и, вероятно, гомологичны им. Caspiocarpus — наиболее сложный антрокорм, конечные веточки которого соответствуют гинофорам типа Caytonia (см. рис. 42). Образование подобного органа можно представить себе как конденсацию обильно ветвящейся системы побегов, несущей колоски из спирально расположенных купул. В то же время найденные вместе с ним более привычного строения цветки Hyrcantha, по-видимому, производны от гораздо более простого антокорма или антостробила. Совершенно очевидно, что эти два типа наиболее древних из известных нам флоральных структур несводимы друг к другу.

2. Многоузловые и одноузловые антостробилы. Как и в предыдущем случае, термин, предложенный для гипотетического архетипа, применяется здесь к реально существующим структурам. Многоузловой антостробил Gnetum несет в каждом узле мутовчатые собрания пыльцевых и семенных купулятных органов, поддерживаемые брактеями. Одноузловой антостробил беннетитов в типичном случае представляет собой собрание коротких овулифоров, перемежающихся с межсеменными чешуями на коническом рецептакуле, окруженном (в случае моноклинных антостробилов) пластинчатыми пыльцевыми органами и брактеями, среди которых иногда различимы толстые внешние и тонкие, вероятно, незеленые (без устьиц) внутренние. Межсеменные чешуи считают без достаточных оснований стерилизованными овулифорами. Они могут быть также поддерживающими брактеями овулифоров или лопастями купул. У некоторых видов разросшиеся межсеменные чешуи образуют воротничок по периферии рецептакула.

На первый взгляд антостробил беннетитов напоминает описанные выше антокормоиды, но сохраняющаяся в ряде случаев ось с короной из сросшихся межсеменных чешуй указывает на его происхождение от многоузловой структуры типа Gnetum. Корона, как я уже отмечал (см. гл. 3), представляет собой второй флоральный узел. В аномальных случаях она приближается по размерам к основному базальному узлу, придавая рецептакулу гантелевидную форму. У производных форм корона подавлена или различным образом модифицирована (предположительно превращена в хохолок у Problematospermum).

Одноузловые антостробилы гнетовых также, вероятно, образовались из многоузловых. У Eoantha основной флоральный узел содержит четыре семенные купулы в окружении брактей. Поднимающаяся над ним ось завершается пучком таких же брактей, представляющим в данном случае второй стерилизованный узел. Примечательны с этой точки зрения пыльцевые предцветки вельвичии из спорангиофоров, расположенных вокруг остаточной апикальной семяпочки, дистально вытянутой в ось, которая завершается рыльцеподобной секретирующей воронкой, по всей видимости соответствующей видоизмененной короне беннетитов. Это образование указывает на принципиальную возможность превращения второго флорального узла (короны) в нектарник или рыльце.

3. Предцветки, или протантоиды, в основном соответствуют определению цветка, приведенному в гл. 1, т.е. собранию пыльцевых, семенных или тех и других органов в акропетальной последовательности в пределах флорального апекса, не содержащего стерильных органов, но отличаются теми или иными признаками переходного характера, например остаточной флоральной осью над андроцеем или гинецеем, остатками второго флорального узла, как

у пыльцевых предцветков вельвичии (см. выше), или стерильных органов, указывающих на семофилогенетическую связь с антокормоидами или антостробилами. Предцветок Baisia состоит из апикальной купулятной семяпочки на ширококоническом рецептакуле в окружении брактей с длинными пучками волосков. Характерная форма рецептакула, обильно опушенные брактеи и остатки короны свидетельствуют о его происхождении от антостробила беннетитов. Предцветок Eoantha имеет не вполне циклический (с признаками исходно декуссатного расположения) четырехкарпеллятный гинецей в окружении линейных брактей. Над гинецеем выступает флоральная ось с пучком таких же брактей.



Рис. 54. Стелярная (жирные линии) и кортикальная (пунктир) проводящие системы в цветке Ranzania, Berberidaceae [Terebayashi, 1984]

В сущности, небольшая морфологическая дистанция отделяет эти образования от палеогеновых цветков Illiciaceae, у которых отчетливо выражен выпуклый "торус", завершающийся апикальной колонкой, выступающей между карпелями [Tiffney, Barghoorn, 1979].

Остаточная флоральная ось в ряде случаев васкуляризована. У цветков с синкарпным гинецеем она могла трансформироваться в базальную или осевую плаценту. С учетом сказанного выше о модификациях второго флорального узла в антостробилах можно предположить, что лопастные и пучковатые рыльца синкарпных пестиков с осевой плацентой имеют не карпеллярное, как принято думать, а осевое происхождение.

Признаком антокормной природы цветка, по гипотезе А. Мёзе (см. гл. 2), может служить кортикальная проводящая система в цветоложе (рис. 54), образовавшаяся в результате срастания боковых ветвей андро- и гинокладов с флоральной осью. Кроме магнолиевых, кортикальную проводящую систему имеют цветки нимфейных и лотосовых, причем у Nelumbo она участвует в васкуляризации тычинок и карпелей и может рассматриваться как продолжение кортикальных пучков стебля. Развитие кортикальной системы в обоих случаях, по-видимому, связано с кантарофилией, требующей увеличения (дополнительного питания) и укрепления цветочных органов [Moseley, Uhl, 1985], и носит конвергентный характер (соответственно выводы о ее происхождении у нимфейных не распространяются на магнолиевых, и наоборот).

ОКОЛОЦВЕТНИК

У Degeneria, Austrobaileya, Eupomatia, Liquidambar, Altingia, Exbucklandia и некоторых других примитивных антофитов развиты интрафлоральные филломы, располагающиеся между тычинками и пестиками. У Eupomatia они петаллоидные и служат для привлечения насекомых. Их чаще всего считают стаминодиями ("внутренние стаминодии"), хотя переходных форм между ними и тычинками не обнаружено. Интрафлоральные филломы Liquidambar и близких родов

Рис. 55. Liquidambar formosana, цветок с интрафлоральными филломами, *иф* [Bogle, 1986]

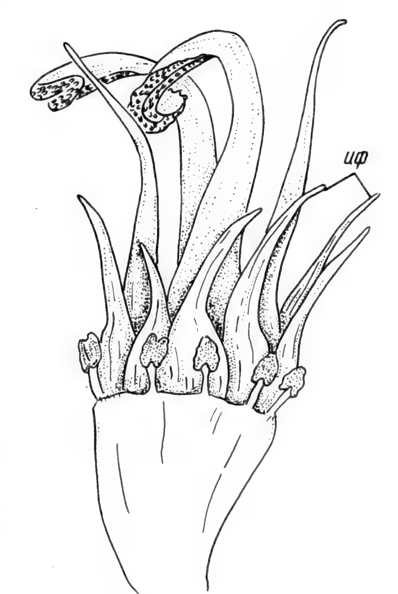
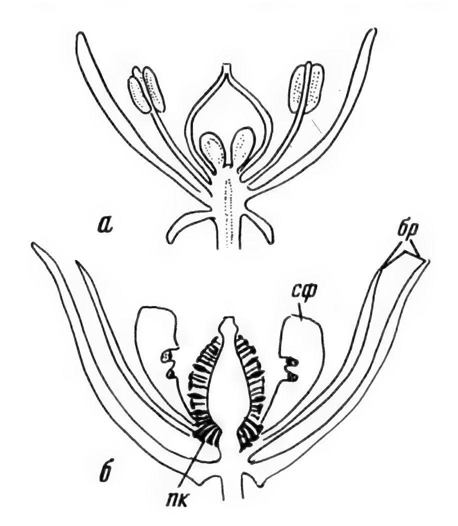
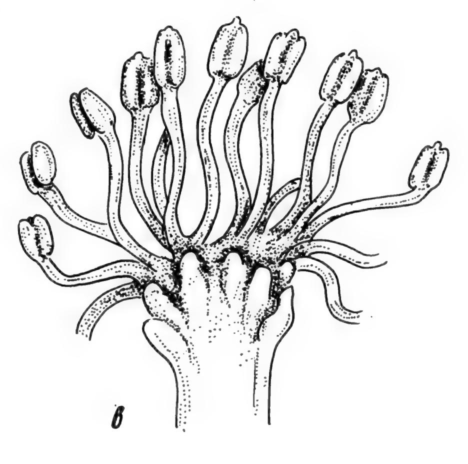


Рис. 56. Листочки околоцветника "типичного" цветка (*а*), возможно гомологичные перифлоральным брактеям (*бр*), межсеменным чешуям "палисадного кольца" (*пк*) или спорангиофорам (*сф*) предцветка беннетита Williamsoniella (*б*); гомологичность их рудиментарным брактеям пыльцевого цветка Trochodendron araloides (*в*) [по: Endress, 1986b] сомнительна





по форме напоминают пестики или столбики (рис. 55) и обычно трактуются как пистиллоиды (также как стаминоиды, листочки околоцветника, брактеоли). Однако по времени заложения и васкуляризации (снабжаются интенсивно ветвящимися следами) они отличаются как от тычинок, так и от карпелей [Bogle, 1986]. В данном случае их функция неясна, но у близких форм (Rhodoleia) они железистые. Нектарный диск Paeonia, вероятно, происходит от органов такого рода.

Я считаю интрафлоральные филломы изначально стерильными органами, унаследованными от антокормов, фертилизация апикальной зоны которых еще не завершена. Их уподобление лепесткам, тычинкам или карпелям носит вторичный характер, как и функции, воспринятые в связи с насекомоопылением. Они характерны для определенного этапа эволюции флоральных органов, возможно берущих начало от разных антокормов, и не дают указаний на родство.

Один из возможных прототипов интрафлоральных филломов — воротничок

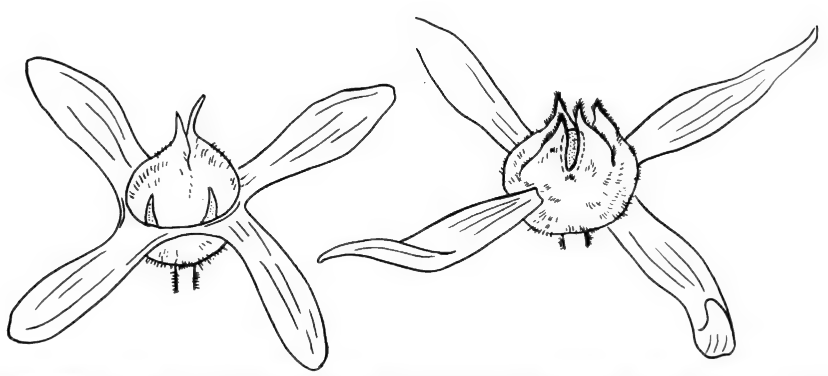


Рис. 57. Крылатка триасового рода протогнетовых Dinophyton (справа) в сопоставлении с современной Ceretopetalum [Dickinson, 1984]

межсеменных чешуй вокруг гинецея Williamsonia (см. гл. 3). В случае превращения моноклинных предцветков без околоцветника в диклинные интрафлоральные филломы могли функционировать в качестве околоцветных листочков пестичного цветка. С этим, вероятно, связана до сих пор не получившая удовлетворительного объяснения ситуация, когда у одного и того же растения пестичные цветки имеют околоцветник, а тычиночные лишены его. Таким образом, можно избежать нереалистического предположения о редукции околоцветника, сопряженной с развитием тычинок.

Меловые антокормоиды типа Caspiocarpus не имели интрафлоральных филломов, и околоцветник в данном случае мог образоваться лишь из катафиллов, поддерживающих антокорм или окружающих его основание. Пестичный колосок Hedyosmum, редуцированный до одной карпели, мог аналогичным образом получить дициклический "псевдопериант" из брактей и брактеолей [Leroy, 1983], морфологические различия между которыми предопределяют дальнейшую дифференциацию чашечки и венчика (рис. 56).

Отсутствие развитых околоцветников у меловых предцветков наводит на мысль о том, что значение редукции в эволюции этого органа сильно преувеличено. В частности, популярное представление о редукции околоцветника у архаичного в других отношениях порядка Trochodendrales основано главным образом на его предполагаемом происхождении от Magnoliales, которое плохо согласуется с фундаментальными различиями по палинологическим и биохимическим признакам. Редукционная гипотеза в данном случае помешала распознать вполне очевидную гомологию между двумя парами декуссатных брактей, составляющих околоцветник у троходендровых [Endress, 1986b], и соответствующими перифлоральными органами гнетовых. Околоцветник из двух пар декуссатных брактей, приросший к семенной купуле и образующий крылатку при диаспоре, описан у триасового гнетового Dinophyton (см. гл. 3). Крылатки из приросших лепестков встречаются в различных группах антофитов. В частности, у Cerelopetalum они имеют форму четырехлопастного пропеллера [Dickinson, 1984] и очень похожи на Dinophyton (рис. 57).

Листочки околоцветника обычно отличают от перифлоральных брактей и профиллов по более тесной связи с внутренними элементами цветка, которая проявляется в морфогенетических и топологических соотношениях, филлотаксисе и васкуляризации. Однако у гнетовых и троходендровых эти критерии дают не более чем условное разграничение.

Мы рассмотрели несколько возможных способов формирования околоцветника, находящих некоторую опору в палеонтологической летописи. Разумеется, не исключены и другие, отмеченные во второй главе. Антокормы

гинкговых и антостробилы беннетитов независимо от того, считать ли их прямыми предтечами некоторых типов цветков или параллельной линией семофилогенеза, дают ценные указания на происхождение околоцветных и нектарных органов. У тех и других наблюдается дифференциация перифлоральных брактей на относительно толстые, с устьицами, внешние и пленчатые внутренние без устьиц (и хлорофилла?). Такая дифференциация, возможно, имеет прямое отношение к последующей морфологической и функциональной дивергенции чашелистников и лепестков. У беннетитов, кроме того, отмечены переходные формы между листьями и перифлоральными брактеями (аномальные брактеи с миниатюрной перистой пластинкой на конце), определенно свидетельствующие о соответствии последних листовым черешкам.

Если чашелистики и лепестки происходят от внешних и внутренних перифлоральных брактей антостробилов беннетитового типа, то филлодийная природа тех и других вполне вероятна. Однако у некоторых цветковых со спиральной организацией околоцветника (например, у Stewartia, Theaceae] чашелистики и лепестки имеют различный филлотаксис [Erbar, 1986] и, скорее всего, негомологичны. В таких случаях более вероятно происхождение лепестков от интрафлоральных брактей или тычиночных органов.

Петаллоидные тычинки характерны для цветков, опыляемых жуками, и входят в кантарофильный синдром. Я уже отмечал в предыдущем разделе, что признаки этого синдрома — крупные размеры цветка, массивное цветоложе, полимерия, пластинчатые тычинки, апокарпность — долгое время считались первичными для цветковых. Корреляция этих морфологических особенностей с кантарофилией была замечена многими исследователями, но не повлияла на их филогенетическую оценку, поскольку жуки считаются первичными опылителями и, следовательно, коэволюционно связанные с ними признаки первичны. Эти представления, по-видимому, ошибочны, так как вплоть до сеномана кантарофильные признаки обнаруживаются лишь у беннетитов и только после их вымирания начинают развиваться у цветковых. Невзрачный поникающий околоцветник ранних цветковых, по-видимому, не играл существенной роли в привлечении опылителей, выполняя защитные функции до цветения и, возможно, участвуя в распространении плодов (остающиеся при плоде околоцветные брактеи). Органами привлечения были в основном многочисленные тычинки, у которых в связи с этим наметилась тенденция к стерилизации и превращению в стаминодии, лепестки и нектарники.

Стерилизация пыльцевых и семенных органов как тенденция, противоположная фертилизации флоральной зоны, в целом проявилась в различных группах мезозойских голосеменных и проангиоспермов. В андрокладах Meeusella у части боковых спорангиофоров пыльники не развиты и они практически превращены в стаминодии (см. гл. 3). Брактеи и купулы птеридоспермов, гинкговых, гнетовых содержат крупные секреторные полости (особенно обильные у Heerala из юры Усть-Балея), нередко развитые также в стерильных тканях спорангиофоров. У гинкго стерильная верхушка спорангиофора ("связник") превращена в железку. В пыльцевых органах беннетитов (Weltrichia) часть синангиев замещена железками. Пыльцевые цветки вельвичии имеют секреторный орган, состоящий из видоизмененной апикальной семяпочки и воронки, соответствующей второму флоральному узлу. Эти разнообразные способы формирования секреторных структур получили дальнейшее развитие у цветковых.

Обращаясь к кодексу примитивных и производных флоральных признаков, сразу же отмечу, что популярное среди фитоморфологов представление о примитивном статусе одиночного полимерного моноклинного радиального цветка трудно согласовать с 1) преобладанием у ранних покрытосеменных соцветий, среди которых обычны такие формы, как сложная кисть, метелка, головка; 2) диклинией более половины известных сейчас среднемеловых цветков; 3) мел-

кими размерами цветков меловых антофитов по сравнению с родственными современными формами, в частности, у Paeoniales, Theales, Rosales, Geraniales; 4) отсутствием или слабым развитием околоцветников; 5) зигоморфией известных из нижнего мела Chloranthaceae и примитивных Trochodendrales, особенно заметной на ранних стадиях онтогенеза цветка [Endress, 1986b].

Агрегация репродуктивных единиц в сложные более или менее интегрированные системы свойственна многим эволюционным линиям — от девонских прогимноспермов до хвойных и гнетовых. Соцветия, вероятно, начали формироваться еще на уровне предковых антокормов и антостробилов, как у вельвичии. Разумеется, эти органы могли дать начало и одиночным цветкам, впоследствии сгруппированным в соцветия производного характера. Разграничение первичных и производных соцветий не всегда возможно, хотя у последних, вероятно, чаще встречаются "аномальные" дополнительные филломы между паракладиями.

Соотношение диклинных и моноклинных форм среди антокормов (выше были приведены примеры диклинных антокормов Ginkgo и моноклинных Irania) примерно такое же, как и среди древнейших цветков, последующая эволюция которых в направлении моноклинии была связана главным образом с тем, что органами привлечения опылителей служили тычинки.

Зигоморфия на уровне предцветка отчетливо проявляется у вельвичии (речь идет о пыльцевых предцветках, которые при циклическом расположении спорангиофоров заметно уплощены в тангентальной плоскости) и триасового Dinophyton. Снова, как и в случае соцветий, необходимо подчеркнуть, что предположение о первичности диклинии и зигоморфии в одних группах отнюдь не исключает их производности в других.

Выявленное сейчас (еще далеко не полное) разнообразие сеноманских цветков показывает, что в это время началась интенсивная специализация по способу опыления и — в энтомофильных линиях — по группам основных опылителей. Она определила дивергенцию направлений морфологической эволюции, одно из которых, по преимуществу кантарофильное, заключалось в увеличении числа и размеров свободных цветочных органов, другое — в конденсации частей цветка, результаты которой — ценокарпия, гипантий, нижняя завязь — проявились в течение сеноманского века. В частности, Archaeanthus несомненно относится к продуктивной линии, тогда как конденсационные и редукционные процессы характерны для нормаполлиантоидов и форм, у которых развились компактные соцветия типа Platanus и Steinhauera (Liquidambroideae).

Эти данные частично снимают давние противоречия между сторонниками продуктивной (школа Веттштейна) и редукционной (школа Декандоля) эволюции цветка. Можно предположить, что цветки — антокормоиды с первично полимерным строением чаще вовлекались в продуктивное развитие, чем олигомерные антостробилоиды, и что, таким образом, направление эволюции было в какой-то мере предопределено исходным разнообразием.

Андроцей

Основные выводы сравнительной морфологии в отношении пыльцевых органов сводятся к тому, что существуют два типа андроцеев — простые и сложные. В простом андроцее первичные примордии непосредственно развиваются в тычинку, в сложных на них закладываются вторичные тычиночные примордии. Развитие сложных андроцеев может быть как центрифугальным, так и центрипетальным. Тычиночные пучки могут быть различимы лишь на ранних стадиях развития андроцея. Дендроидное ветвление тычиночных следов, как у Paeonia, возможно, свидетельствует о происхождении простого андроцея от сложного.

В некоторых группах цветковых (Saururaceae) встречаются парные тычинки,

развивающиеся в результате расщепления общего примордия [Tucker, 1985]. У Chloranthaceae наблюдается срастание тычинок в сочетании с сокращением числа спорангиев, аналогичное срастанию спорангиофоров у гнетовых (см. гл. 3). Не исключено, что некоторые массивные тычинки — результат подобных процессов.

Более глубокое, чем у других флоральных органов, заложение тычиночных инициалей и характер проводящих пучков указывают на кауломную природу тычинки. В сборной группе многоплодниковых встречаются пластинчатые тычинки без отчетливого деления на нить и пыльник. Они разнообразны по расположению спорангиев и развитию надсвязника, который нередко трансформируется для выполнения специальных функций — прикрепления тычинки к карпели, как у некоторых магнолиевых, привлечения опылителей и, в частности, у Bellidum (Winteraceae) служит местом кладки яиц Thysanoptera [Endress, 1986a].

Исходя из классической интерпретации тычинки как спороносного листового органа (подсказанной морфологическими переходами между лепестками и тычинками, хотя сейчас чаще считают лепестки производными от тычинок, а не наоборот), многие фитоморфологи настаивали на первичности пластинчатых тычинок. В то же время очевидна их связь с кантарофилией как фактором увеличения числа и размеров органов, а также их дополнительной вакуляризации. Пластинчатые тычинки снабжаются осевыми и кортикальными следами, по-видимому имеющими различное происхождение у Magnoliates и Nelumbonales (предыдущий раздел). Для последних характерны тычиночные "псевдостелы", образованные осевыми следами и ответвлениями лепестковых следов [Moseley, Uhl, 1985].

Ряд исследователей предполагают происхождение тычинок (или некоторых их типов) от ветвящихся кауломных пыльцевых органов — андрокладов и(или) их ветвей, а также двойственную филломно-кауломную природу тычинки, состоящей из листовидной брактеи и сросшегося с нею эпифилльного андроклада (см. гл. 2).

Филломная теория тычинки возникла до открытия птеридоспермов. Прототипом пластинчатой тычинки мог служить спорофилл птеридофитов. Архаичность этой модели очевидна. Открытие разнообразных, в том числе листовидных, пыльцевых органов ископаемых голосеменных позволяет теперь выбрать более близкий прототип (прототипы). Исходными для всех семенных растений были кауломные ветвящиеся системы прогимноспермов с терминальными спорангиями на конечных веточках. Тенденция к уплощению этих систем и срастанию спорангиев проявляется у прогимноспермов и несомненно родственных им карбоновых каламопитиевых.

Дальнейшая трансформация спороносных систем, осуществлявшаяся параллельно формированию пыльцевых зерен из спор и предпыльцы, шла двумя путями: у медуллозовых и каллистофитовых они комплексовались в радиально-симметричные синангии и их агрегации, у гигантоптерид интенсивное уплощение и срастание частей дало бифациальный листовидный синангиофор. Ни то, ни другое направление не получило дальнейшего развития в мезозое.

Среди палеозойских птеридоспермов лигиноптериды сохранили наиболее близкий к исходному тип ветвящегося пыльцевого органа с переходными кауломно-филломными свойствами. Элементарный спорангиофор состоит из ножки (нити) и более или менее округлой головки (связника) с абаксиальными, частично сросшимися спорангиями (как у Feraxotheca). В мезозое аналогичные пыльцевые органы сохраняются у пельтаспермовых, користоспермовых, пентоксилеевых, просаговниковых и в более стробилоидном варианте у хвойных и гинкговых. К числу производных форм этой эволюционной ветви, по-видимому, относится Meeusella — сложный андроклад, конечные веточки которого соответствуют

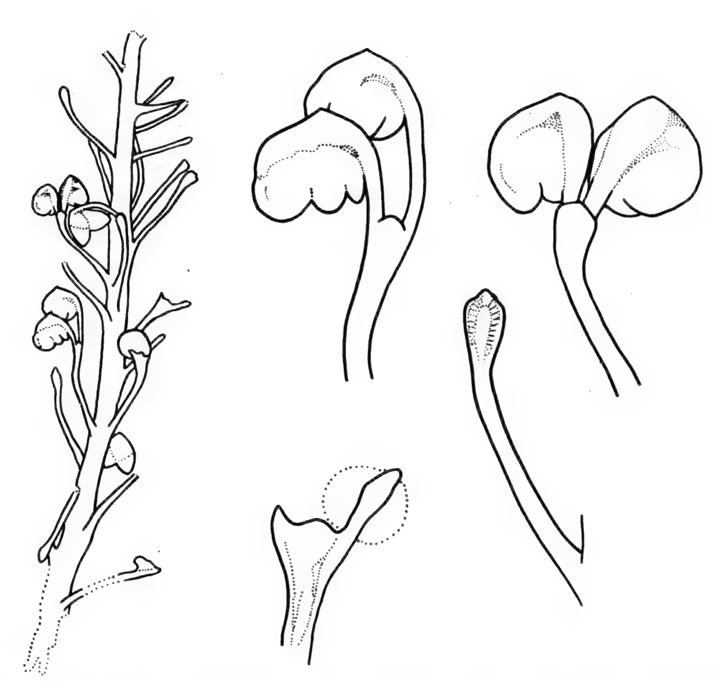


Рис. 58. Meeusella protaeiclada, пыльцевой орган из нижнего мела Забайкалья, общий вид и боковые ветви — возможный прототип тычинки

укороченным боковым спорангиофорам лигиноптерид и користоспермов, а пыльник имеет типичное для всей группы строение (рис. 58).

Еще одно направление эволюции пыльцевых органов, также, вероятно, берущее начало от проангиоспермов или гидроспермовых, заключалось в разделении исходной ветвящейся системы на абаксиальную стерильную и адаксиальную фертильную части. В ходе дальнейших преобразований стерильная часть уплощалась, становясь более или менее листовидной, тогда как фертильная сохраняла кауломный облик. В результате проксимального слияния этих органов андроклад мог занимать адаксиальную позицию на листовидной брактее, впоследствии редуцируясь до единичного сидячего синангия. Такое происхождение наиболее вероятно для пыльцевых органов глоссоптерид, войновскиевых (Cladostrobus), мезозойских хвойных типа Darneya, гнетофитов типа Dinophyton и, возможно, кейтониевых, у которых морфологические отношения между обильно ветвящимся андрокладом и предполагаемой листовидной частью не выяснены.

Следующие пыльцевые органы, принадлежащие различным направлениям эволюции андроцея, могут быть выделены как наиболее вероятные прототипы тычинок (рис. 59).

Meeusella из нижнемеловых отложений Забайкалья (табл. XVII, фиг. 2—5) — андроклад, спирально отходящие боковые ветви которого (паракладии), в свою очередь, дают начало двум коротким веточкам — спорангиофорам, расположенным по обе стороны стерильной, несколько уплощенной верхушки. Спорангиофор состоит из короткой ножки и округло-конусовидной головки (пыльника) с непостоянным числом спорангиев. Ножка спорангиофора в некоторых случаях настолько укорочена, что пыльники кажутся сидящими непосредственно на оси паракладия, верхушка которого выступает как расширенный надсвязник. Нетрудно представить себе трансформацию подобного паракладия в тычинку с латеральными синангиями, каждый из которых, таким образом, соответствует

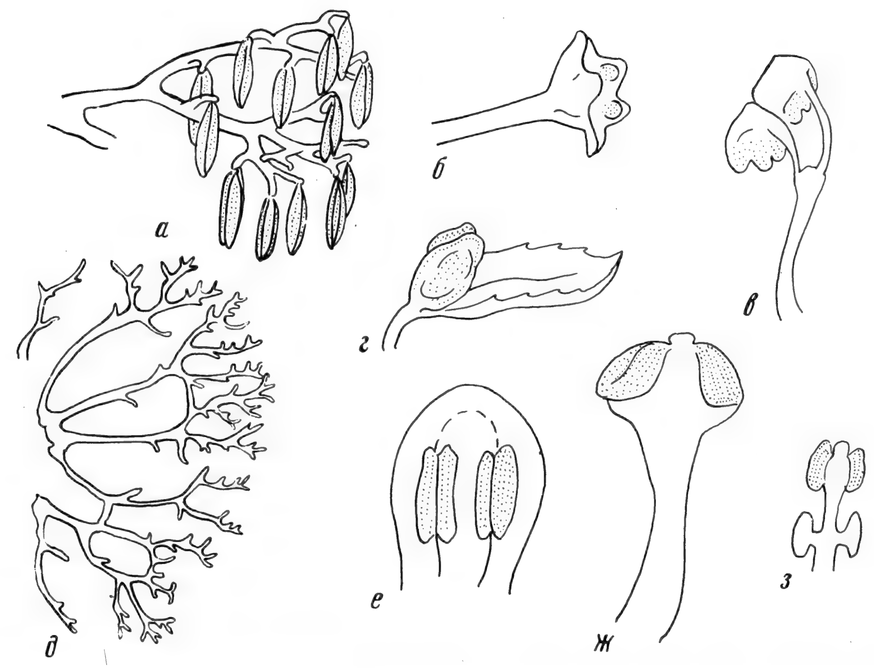


Рис. 59. Возможные прототипы тычинок

а — Caytonanthus, обильно ветвящийся андроклад; *б* — Ixostrobus, спорангиофор с четырехгнездным пыльником; *в* — Meeusella, ветвь андроклада с субтерминальными спорангиофорами; *г* — Dinophyton, пластинчатый спорангиофор с адаксиальным спорангием в сопоставлении с дендроидно ветвящимися тычиночными следами Paeonia (*д*) и тычинками Austrobaileya (*е*), Kingdonia (*ж*) и Monimia (*з*), последняя с боковыми выростами. Тычинки по: [Endress, 1986; Hu, Tian, 1986; Lorence, 1985]

укороченному спорангиофору. Кроме того, часть паракладиев стерильна и может без дополнительных преобразований дать начало стаминодиям. Укорочение главной оси андроклада и сжатие спирали паракладиев даст пучок тычинок и стаминодиев, дальнейшая редукция паракладиев — тычинку с боковыми выростами.

Наиболее вероятный морфологический тип тычинки, производный от паракладиев Meeusella, — с массивным латрорзным пыльником, лопасти которого отчетливо обособлены, выступающим листовидным, может быть, пельтатным связником, нечетко обособленной нитью, центральным проводящим пучком, входящим в связник и дистально ветвящимся, может быть, парными боковыми выростами. Такие тычинки встречаются, в частности, у Chloranthaceae. Тычинкам лавровых свойственны боковые придатки, особенно заметные у Monimiaceae (Antherospermoidae), но развитые и в других семействах, где они частично преобразованы в нектарные железки. Природа этих образований спорна, некоторые исследователи считают их рудиментами боковых тычинок, сросшихся с центральной [Тахтаджян, 1966], однако железистые выросты (у Cinnamomum) образуются после дифференциации пыльника и нити [Singh, Singh, 1985]. По-видимому, более вероятно их происхождение от стерильных паракладиев ветвящегося андроклада типа Meeusella.

Ixostrobus, пыльцевой орган чекановскиевых, — андроклад со спирально расположенными боковыми спорангиофорами, состоящими из тонкой, на конце крючковидно загнутой ножки и чашевидного адаксиального синангия, раскрывающегося четырьмя створками. Спорангиофор снабжается проводящим пучком, который дает ответвление в каждую лопасть синангия и крючковидную верхуш-

14. Зак. 1491

ку (надсвязник). Укороченные оси, сжатие спирали боковых органов или редукция до единичного спорангиофора могли дать пучок тычинок или простые тычинки, для которых характерны такие признаки, как единственный проводящий пучок, непогруженный адаксиальный пыльник и васкуляризованный выступающий связник. Ближе всего к этому прототипу, очевидно, тычинки Austrobaileya (уплощенные в связи с кантарофилией). С относительно небольшими изменениями он сохранился также у Annonaceae.

Caytonanthus, пыльцевой орган кейтониевых, — андроклад с дихоподиально ("дендроидно") ветвящимися паракладиями, конечные веточки которых несут продолговатые четырехгнездные синангии радиального, изредка переходного к билатеральному строения. Это наиболее вероятный прототип сложного андроцея с дендроидными тычиночными следами. Пучки тычинок, развивающиеся на общем примордии, возможно, соответствуют дихоподиальному паракладию, отдельные тычинки — его конечным веточкам. Для производных от Caytonanthus андроцеев должны быть характерны тычинки с тонкой нитью и относительно массивным пыльником без выступающего связника. Наиболее архаичный из современных родов с дендроидными тычиночными следами — Paeonia, родословная которой восходит к раннемеловой Hyrcantha [Krassilov et al., 1983].

Dinophyton, триасовый род гнетовых, имеет пыльцевые органы, состоящие из листовидной пластинки и проксимально сросшегося с нею простого, изредка ветвящегося спорангиофора (табл. VII, фиг. 1). Они могут быть легко преобразованы в листовидную тычинку с адаксиальным синангием — альтернативный (по отношению к Ixostrobus) вариант прототипа тычинки Austrobaileya, которая, впрочем, не обнаруживает признаков двойственной природы. Более вероятно происхождение от пыльцевых структур типа Dinophyton брактеатных однотычиночных "цветков", какие встречаются у Chloranthaceae [Leroy, 1983]. Они могут быть гомологичны также пыльцевым "цветкам" Myrica, в сущности представляющим собой короткий брактеатный стробил.

Следует подчеркнуть, что речь идет о возможных морфологических прототипах тычинок, а не о предках соответствующих групп цветковых. Тычинки, вероятно, претерпели наибольшие среди флоральных органов изменения в связи с их функцией привлечения опылителей в примитивных цветках, что, естественно, затрудняет восстановление семофилетических связей. Тем не менее разнообразие предполагаемых прототипов косвенно свидетельствует о множественных путях формирования андроцея.

Пыльца

Относительная простота и в то же время разнообразие структурных типов делают пыльцевые зерна идеальным объектом семофилогенетических исследований. Признаки, имеющие филогенетическое значение, относятся к стратификации экзины, а также к расположению и строению герминальных апертур. Не вдаваясь в терминологические разночтения (см. гл. 1), напомню, что основная часть экзины — эктэкзина состоит из: *1*) внешнего покрова, или тектума, несущего скульптуру и у цветковых покрытого пыльцевым клеем или трифиной, пронизанного микроканалами, перфорированного, в некоторых случаях более или менее редуцированного; *2*) промежуточного подпокровного слоя, или инфратектума, имеющего зернистую, столбчатую или (у цикадофитов) альвеолярную структуру; *3*) подстилающего, или опорного, слоя (нэкзина 1), у голосеменных и частично покрытосеменных более или менее отчетливо ламеллярного. Под опорным слоем может быть развита бесструктурная, зернистая или также частично ламеллярная эндэкзина, нередко фрагментированная и интеркалирующая с интиной.

В качестве отличий голосеменных от покрытосеменных чаще всего указывают столбчатый инфратектум и неламеллярную эндэкзину [Van Campo, 1971].

Однако в нескольких группах современных цветковых — Magnoliaceae, Degeneriaceae, Eupomatiaceae, Annonaceae, Nymphaeaceae, Myricaceae — тектум преимущественно зернистый или нерегулярно-зернисто-короткостолбчатый, как у проангиоспермов и голосеменных. Исходя из этого, некоторые исследователи считают зернистую инфраструктуру первичной [Zavada, 1984], что, вероятно, справедливо для некоторых (не обязательно для всех) покрытосеменных. Напомню, что столбчатый инфратектум появился у растений, сближаемых с гнетовыми (пыльца Equisetosporites, Classopollis, частично Ephedripites), еще в позднем триасе — начале юры. Столбики у них могут быть очень короткими, переходящими в зерна, как у Gnetum, или явно построены из гранул (Classopollis).

Хотя развитие столбчатой инфраструктуры обычно связывают с отложением веществ, участвующих в реакции самонесовместимости, ее основное назначение, по-видимому, состоит в укреплении оболочки пыльцевого зерна без увеличения ее веса.

Большинство раннемеловых ангиоспермоидных моносулькатных пыльцевых зерен имеют хорошо развитую столбчатую инфраструктуру в сочетании с сетчатой скульптурой [Walker, Walker, 1984] — типичный синдром спорофитной самонесовместимости. У Retimonocolpites столбчатый слой сильно — у части видов полностью — редуцирован, в результате крупносетчатый тектум лежит непосредственно на опорном слое, как у некоторых Annonaceae [Waha, 1985]. Раннемеловая пыльца покрытосеменных с зернистым инфратектумом могла остаться нераспознанной.

Строение экзины древнейшей трикольпатной пыльцы недостаточно изучено. В этой группе встречались формы с зернистой инфраструктурой. Среди Normapollis известны морфотипы (Complexipollis) с переходным столбчато-зернистым строением инфратектума [Kedves, 1982], как у гнетовых (Classopollis). Очевидно, исходная структура инфратектума могла быть как зернистой, так и столбчато-зернистой, преобразованной в регулярно-столбчатую в связи с ранним развитием самонесовместимости.

В отношении эндэкзины ситуация оказывается более сложной. У большинства голосеменных нэкзина, по-видимому, состоит из одного подстилающего слоя или же, если выделяется эндэкзина, она не вполне гомологична эндэкзине покрытосеменных. Последовательность образования фибриллярного примэкзинного матрикса и отложения спорополленина у голосеменных и покрытосеменных различна [Мейер, 1980; Pennell, Bell, 1986], хотя у Annonaceae отмечена переходная ситуация [Waha, 1987]. Нэкзина покрытосеменных в основном формируется после выхода из каллозы, а у голосеменных — на более ранней стадии [Zavada, 1984a]. Однако у Ginkgo,по-видимому, развит слой, гомологичный типичной эндэкзине [Rohr, 1977]. У однодольных эндэкзина большей частью не развита или носит нетипичный характер [Zavada,1983].

Предположение о редукции эндэкзины на стадии перехода от голосеменных к покрытосеменным и ее вторичном возникновении у последних [Doyle et al., 1975] представляется необоснованным. Среди изученных с помощью ТЭМ раннемеловых ангиоспермоидных зерен встречаются различные варианты — от толстой сплошной эндэкзины (Stephanocolpites) и толстой апертурной (у Clavatipollenites hughesii) до тонкой сплошной (Stellatopollis barghoornii), прерывистой и вообще неразвитой у aff. Clavatipollenites и Retimonocolpites [Walker, Walker, 1984], в то время как у ранних Normapolles эндэкзина чаще апертурная или отсутствует [Kedves, Párdutz, 1983b].

Представление о ламеллярности эндэкзины как основном отличии голосеменных от покрытосеменных [Doyle et al., 1975] отчасти основано на ошибочной гомологизации настоящей эндэкзины с нэкзиной, состоящей из одного опорного слоя, который может быть ламеллярным у тех и других. Эндэкзина формируется в виде отдельных слоев, подобно опорному слою, или путем аккумуляции

спорополлениновых гранул. В первом случае сохранение ламеллярности зависит от степени ее конденсации у зрелых зерен. Ламеллярность обычно сохраняется в апертурной и изредка во внеапертурной области. В целом признаки этого слоя пока не дают определенных филогенетических указаний.

Эволюции апертур посвящена большая литература, и все же эта проблема остается пока одной из самых загадочных. Л.А. Куприянова [1969] выделила три этапа исторического развития апертур — проксимальный палеозойский, дистальный мезозойский и экваториальный кайнозойский. Эти названия относятся к преобладающему типу апертур, хотя на каждом этапе, разумеется,

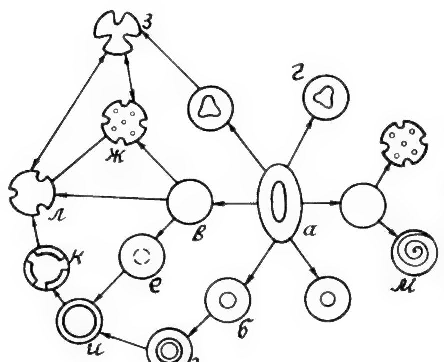


Рис. 60. Схема взаимоотношений между типами апертур

а — анасулькатный; *б* — дистально-монопоратный; *в* — безапертурный; *г* — трихотомоскулькатный; *д* — оперкулятный; *е* — проксимально-монопоратный; *ж* — перипоратный; *з* — трикольпатный; *и* — экваториально-зоносулькатный; *к* — экваториально-трикольпатный; *л* — трипоратный; *м* — спирапертурный [по: Muller, 1970, с сокращениями]

сосуществовали различные типы, разнообразие которых с появлением покрытосеменных резко возросло. Наряду с дистально однобороздным (анасулькатным) типом, свойственным большинству мезозойских голосеменных, ранние антофиты имели также три(пента)хотомосулькатные, зоносулькатные, спиралевидные, трикольпатные, пантокольпатные, трикольпороидные, трикольпоратные, трипоратные и перипоратные апертуры. Таким образом, наряду со смещением апертур отчетливо проявляется тенденция к увеличению их числа, в связи с чем "экваториальный" этап можно назвать также полиапертурным.

Монофилетическая установка заставляет искать для всех типов апертур один исходный прототип. В качестве такового чаще всего выступает анасулькатный, легко производимый от соответствующего типа пыльцевых зерен голосеменных. В пользу этой теории свидетельствует раннее появление анасулькатных ангиоспермоидных зерен. Дальнейшая эволюция представляется как переход от моносулькатного типа к зоносулькатному, давшему начало экваториально-кольпатному, и трихотомосулькатному, развивающемуся в трикольпатный путем меридиального удлинения лучей щели и ее облитерации на дистальном полюсе. От трикольпатного типа происходит трикольпоратный и затем трипоратный, а от него — перипоратный. Или же моносулькатный тип превращается в безапертурный — своего рода carte blanche для развития апертур любого типа, в особенности поликольпатных и полипоратных (рис. 60).

Эти представления, подробно изложенные в работе Я. Мюллера [Muller, 1970], многократно повторялись другими исследователями, однако они находят лишь частичное подтверждение в палеонтологической летописи. В раннемеловой группе Clavatipollenites встречаются трихотомосулькатные зерна, связанные морфологическими переходами с моносулькатными. Также удается проследить начальные стадии формирования трикольпороидного типа на основе трикольпатного. Однако зоносулькатный и трикольпатный типы представляются с самого начала вполне обособленными от моносулькатного и друг от друга. К тому же, по имеющимся данным, трикольпатный тип ангиоспермоидной пыльцы возник одновременно с моносулькатным, но в другой географической области (см. гл. 4).

Все это заставляет предположить, что существовало несколько негомологичных исходных типов апертур.

В изложенной выше схеме апертуры при последовательных превращениях формируются из апертур предшествующего типа (что заставляет постулировать не существующие в природе и теоретически маловероятные промежуточные стадии) или (в варианте с carte blanche) сызнова, на безапертурной основе [Walker, 1974b]. Безапертурные зерна эпизодически возникают у высокоспециализированных представителей различных эволюционных линий [Zavada, 1983], но нет никаких фактических указаний на их повторное превращение в апертурные.

Схема Р. Вудхауза [Wodehouse, 1935], по которой новые апертуры возникают при изменении конфигурации тетрады и формы зерна, также не имеет фактологического обоснования. В частности, тетраэдральная конфигурация свойственна палеозойским птеридоспермам, где она, однако, не связана с формированием экваториальных апертур в местах соприкосновения зерен, как это предполагается для экваториально-апертурных антофитов. В ряде случаев изменение конфигурации тетрады вообще не отражается на расположении апертур (у однобороздных форм встречается как тетраэдральная, так и тетрагональная конфигурация). Изменение формы зерен, в частности превращение продолговатых в сферические и бреваксонатные, могло способствовать трансформации кольп в поры, но едва ли было причиной более глубоких преобразований.

Функциональное объяснение, связывающее увеличение числа апертур и переход от билатеральной симметрии к радиальной и сферической с прорастанием на рыльце (в последнем случае не зависящем от того, какой стороной зерно легло на рыльцевую поверхность), не вполне удовлетворительно, поскольку пыльца с тремя и бóльшим числом борозд появилась у пермских и раннемезозойских растений (Praecolpatites, Eucommidites, некоторые Ephedripites) задолго до рыльца.

Пока слабоизученной остается возможность превращения в апертуры образований, выполняющих другие функции, в частности гармомегатных, регулирующих площадь экзины при изменении объема пыльцевого зерна. У некоторых типов палеозойской предпыльцы описаны дистальные гармомегатные складки [Kurmann, Taylor, 1984], расположение которых указывает на возможность развития на их месте дистальной апертуры. Иначе говоря, дистальный гармомегат мог воспринять дополнительную герминальную функцию, причем на переходной стадии от проксимального этапа к дистальному прорастание могло быть биполярным [Куприянова, 1969].

У мезозойской пыльцы роль гармомегата чаще всего исполняла дистальная борозда со складками на флангах, но имелись и специальные гармомегатные структуры в виде складок и ребер, параллельных борозде (Ephedripites, Jugella) и частично переходящих в дополнительные борозды (Eucommiidites, Ephedripites). Превращение этого типа апертур в меридионально-зоносулькатный, встречающийся у современных пальм (Nypa) и предположительно у некоторых раннемеловых форм, требует минимального числа преобразований, тогда как другой предположительный путь — через трихотомосулькатную стадию — гораздо сложнее.

Симметрия ископаемых полипликатных и стриатных зерен не может быть точно определена. У Ephedra длинная ось зерна экваториальная и гармомегатные борозды (псевдокольпы) в основном параллельны экватору, однако наблюдаемая у подобных форм ротация полусфер [Vasanthy, Pocock, 1986] могла трансформировать их в меридиальные.

Пыльца Classopollis имела экваториальный гармемагатный поясок утонченной экзины — наиболее вероятный прототип экваториального зоносулькуса, как у Eupomatiaceae и Monimiaceae. Пыльца Nymphaea сохранила экваториаль-

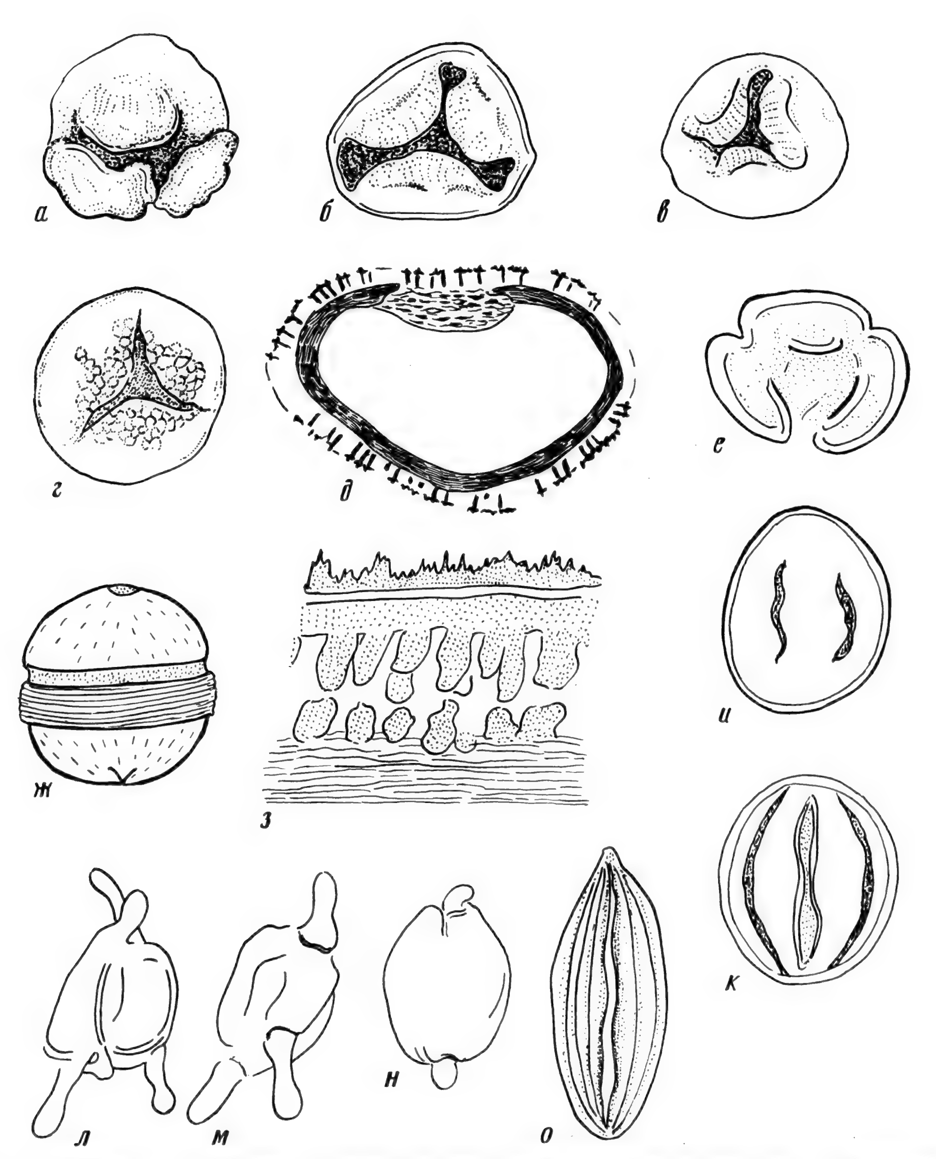


Рис. 61. Возможные прототипы пыльцевых апертур цветковых у проангиоспермов и голосеменных

а — Microcachridites antarcticus, трехмешковая пыльца, дистальная сторона с трехлопастной межмешковой площадкой; *б, в* — Trichotomosulcites subgranulatus, дальнейшее развитие трехлучевой борозды; *г* — Clavatipollenites, трихотомосулькатное зерно ранних покрытосеменных; *д* — Ascarina diffusa, строение семитектатной экзины со столбчатым инфратектумом, толстым опорным слоем и апертурной эндэкзиной; *е* — Tricolpites sagas, складки экзины, соответствующие рудиментарным воздушным мешкам (?); *ж* — Classopollis, пыльцевое зерно протогнетовых с дистальной псевдопорой (сверху), проксимальным трехлучевым рубцом, экваториальным пояском (тонкие линии) и римулой (точки); *з* — экзина Classopollis с гранулярно-столбчатым инфратектумом; *и* — Baculivesiculites inchoatus с рудиментарными мешками; *к* — Eucommiidites с гармомегатными краевыми бороздами, возможно, на месте корней воздушных мешков; *л—н* — Sofrepites с выростами, на месте которых могли возникнуть поры: *о* — Ephedripites с гармомегатными ребрами, между которыми могут возникать дополнительные борозды [Dettmann, 1986; Walker, Walker, 1984; Srivastava, 1975; Alvi, 1982; Taylor, Alvin, 1984; Zavada, 1984a; Boltenhagen, 1982; Hughes, 1976]

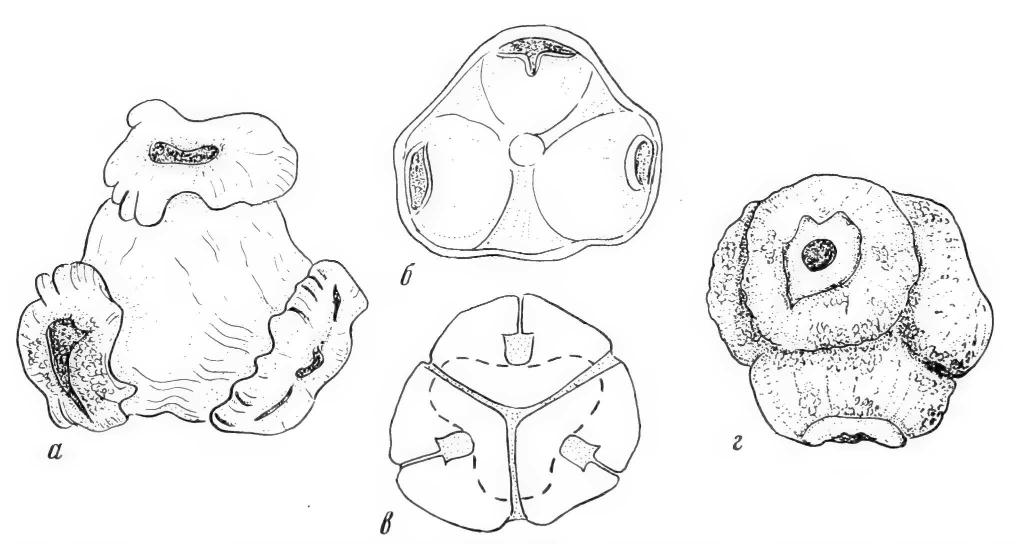


Рис. 62. Пыльцевые тетрады примитивных цветковых в сопоставлении с отдельными зернами типа Normapolles (по предположению автора, тетраспорическими)

а — терада Lactoris; *б* — Inaperturopollenites aveiroensis; *в* — Oculopollis maximus с тетраэдральной нэкзиной; *г* — тетрада раннемеловой пыльцы Winteraceae [Zavada, Taylor, 1986; Kedves, Hegedus, 1983; Médus, 1983; Walker et al., 1983]

ный гармомегат [Куприянова, 1976], возможно унаследованный от форм, подобных Classopollis, в то время как кольцевая борозда оперкулума на дистальном полушарии в точности соответствует римуле тех же ископаемых зерен (рис. 61).

Экваториально-зоносулькатные формы могли дать начало экваториально-ди(три)кольпатным, как это описано у Мюллера [Muller, 1970]. Однако более вероятно происхождение экваториальных кольп от соответствующих выростов, выполняющих гармомегатные и другие функции, связанные с увеличением площади зерна. В частности, субэкваториальные воздушные мешки играют определенную роль в регуляции объема пыльцевого зерна, транспортировке ветром, перемещении вверх по микропилярной трубке анатропных семяпочек, заполненной опылительной жидкостью (вероятно, основная функция, объясняющая корреляцию мешковой пыльцы с анатропными семяпочками), и конкуренции пыльцевых зерен за ограниченное жизненное пространство в пыльцевой камере [Zavada, Taylor, 1986b]. Воздушные мешки с сетчатой инфраструктурой обычно образуются отделением сэкзины от подстилающего слоя. Наряду с этим встречаются плотные мешки, возникающие как выросты экзины. М. Завада продемонстрировал на серии переходных форм возможность превращения последних в гармомегатные складки, как у Verrumonocolpites [Zavada, 1984a], и добавлю, Eucommiidites, где на их основе возникли дополнительные экваториальные борозды. С развитием покрытосемянности и отмиранием механизма опылительной капли почти исчезла и мешковая пыльца, которая среди покрытосеменных известна лишь у Lactoridaceae. Если среди их предков были формы с дву(трех)мешковой пыльцой (что представляется вполне вероятным, учитывая ее распространение среди проангиоспермов, в частности среди кейтониевых и вымерших гнетовых), то рубцы редуцированных мешков могли дать начало дополнительным апертурам.

Lactoris по способу формирования мешков не отличается от голосеменных, что несомненно свидетельствует о существовании среди предков цветковых форм с мешковой пыльцой [Zavada, Taylor, 1986b]. У этого рода пыльца соединена в нераспадающиеся тетрады за счет общей для четырех зерен сэкзи-

ны; такие формы существовали еще в альбе [см.: Walker et al., 1983]. Я полагаю, что подобные тетрады путем дальнейшей конденсации могли дать начало трехлопастным пыльцевым зернам типа Normapolles с тетраэдральной "нэкзиной" [Medus, 1983]. При этом дистальная борозда и мешки могли трансформироваться в аннулятную пору (рис. 62).

Различной формы выросты, связанные отчасти с регуляцией соотношений поверхности и объема, отчасти с насекомоопылением, особенно характерны для пыльцы так называемой элатеровой экваториальной области раннемеловой эпохи. В свете развиваемой здесь гипотезы о преобразовании экваториальных и субэкваториальных выростов в апертуры представляется неслучайным появление трикольпатной пыльцы именно в этой области.

Дополнительные апертуры наряду с герминальной выполняют также гармомегатную функцию, которая могла быть для них первичной. Именно этим, вероятно, объясняется их преимущественное развитие у покрытосеменных, которые по крайней мере на ранних этапах эволюции особенно нуждались в дополнительных механизмах регуляции соотношения поверхности и объема по двум причинам. Во-первых, при прорастании на сухом рыльце (Ranunculaceae, Lauraceae, Platanaceae, первыми появляющиеся в палеонтологической летописи, и, вероятно, юрские Leptostrobus имеют сухие рыльца) пыльцевое зерно подвержено резким изменениям объема при высыхании и намокании в зависимости от влажности воздуха. Во-вторых, как показали исследования И.С. Поповой [1971] на тетраплоидных формах ржи, отношение поверхности к объему и соответственно число апертур зависят от уровня плоидности, который в ранней эволюции цветковых имел тенденцию к повышению.

Гинецей

По традиционным представлениям, гинецей антофитов — это макроспорофилл (плодолистик, карпель) или собрание различным образом видоизмененных — открытых, свернутых, сложенных, пельтатных, плотных с экструзивными семяпочками — свободных или сросшихся между собой макроспорофиллов. Развитие семяпочек на цветоложе или центральной оси рассматривается как производное от маргинального или субмаргинального на карпелях, хотя морфологическая связь между ними может быть утрачена. Аналогично рыльце считается видоизмененным, у производных форм смещенным и различным образом локализованным листовым краем, хотя известно образование рыльцеподобных структур без всякой связи с карпелями, например на выступающей верхушке нуцеллуса у Pennisetum [Narayanaswami, 1953] или в виде гиперстигмы на флоральной оси у Monimiaceae.

В настоящее время представление о карпели подвергается пересмотру с разных позиций. Часть фитоморфологов считают карпель первично-асцидиформным или купулярным образованием, другие постулируют ее двойственную природу (плаценты—овулифоры, сросшиеся с поддерживающими брактеями). Некоторые исследователи не усматривают ни онтогенетических, ни филогенетических связей семяпочек, развивающихся на флоральном апексе, с аппендикулярными органами, называя подобные гинецеи акарпеллярными [Sattler, 1974a]. Все более широкое признание получает мысль о несводимости всего многообразия гинецеев к одному прототипу.

Прогресс в понимании природы карпели связан главным образом с изучением ее в развитии с помощью СЭМ, дающим ряд преимуществ перед классической техникой серийных срезов, а также с палеоботаническими открытиями. Пока еще не вполне осознаны результаты морфологической ревизии карпелей многоплодниковых (Magnoliidae), признаваемых исходной группой цветковых. Традиционное представление о мономерности их пестиков рушится на наших глазах:

признаки псевдомономерной организации пестика обнаружены у Annonaceae, Winteraceae, Lauraceae, Berberidaceae, Cabomba и других представителей этой группы [Deroin, 1985; Singh, Singh, 1985; Terabayashi, 1985; Ito, 1986].

Соответственно приходится пересматривать эволюционные соотношения апокарпных и ценокарпных гинецеев, отражающие не столько общую последовательность исторического развития, сколько специализацию по способу опыления. Вторичная апокарпия, вероятно, столь же обычна, как и вторичная синкарпия, описанная, в частности, у Apocynaceae [Fallen, 1985]. Складываются более реалистические представления о слиянии органов и эволюционной роли этого процесса.

Палеоботанические данные все еще не могут раскрыть полную картину эволюции гинецея, но время чисто умозрительных построений, не принимающих во внимание конкретной исторической информации, по-видимому, уже миновало.

Представление о плодолистике — макроспорофилле, по-видимому, восходит к теперь уже весьма архаичному сопоставлению антофитов с папоротниками. Сейчас в общих чертах известно, что семяпочки формировались из спороносных синтеломных органов прогимноспермов, которые у позднепалеозойских птеридоспермов приобретали более или менее листовидный облик. Семяпочки при этом занимали терминальное, латеральное или абаксиальное положение на перышках перистых или по краям цельных листовидных овулифоров (спермофиллов). Последнее характерно для восточноазиатских гигантоптерид и близкой к ним группы Spermopteris из палеозоя Северной Америки.

Листовидный овулифор гигантоптерид отвечает классической модели открытого плодолистика — макроспорофилла, однако послужил ли он реальным прототипом карпели (или хотя бы одного из ее типов) неясно, поскольку хронологическое распространение подобных структур ограничивается палеозоем и ни одна из них не переходит в мезозой.

У большинства птеридоспермов семяпочки опадали до или после опыления и находки прикрепленных семян чрезвычайно редки. Спермофиллы группы Spermopteris составляют исключение. Они, по-видимому, систематически опадали вместе с семяпочками как органы распространения. Может быть, появление разнообразных листогрызущих насекомых положило конец этому способу распространения, а вместе с ним и спермофиллам. Вероятно, по той же причине эволюционно более перспективными оказались нелистовидные овулифоры в виде ножки с терминальной или субтерминальной семяпочкой, как у кордаитов, войновскиевых, хвойных, или же купулы, как у гидроспермовых, лигиноптерид и производных от них групп.

Палеозойские купулы в той или иной степени сегментированы и несут следы происхождения от радиальных синтеломных систем, веточки которых проксимально срастались, оставаясь свободными в дистальной части. У производных форм они могли полностью срастаться и облекать семяпочку, образуя внешний пыльцевход — экзостом.

В стволовой группе гидроспермовых (в принимаемом здесь объеме, см. гл. 3) были и одно-, и многосеменные купулы, достигшие высокой специализации как органы распространения, снабженные различными выростами или пучками волосков у таких форм, как Gnetopsis. Купулы Calathospermum и частично Hydrasperma, имеющие билатеральное строение, образовались слиянием парных радиальных купул. А. Лонг не без оснований полагает, что аналогичный процесс слияния купул сыграл ведущую роль в образовании карпели [Long, 1986].

Многосеменные купулы были унаследованы производной от каламопитиевых группой глоссоптерид, для которой характерно срастание ножки купулы или нескольких купул с поддерживающей брактеей, по-видимому функционально

связанное с распространением, поскольку эти двойные органы довольно часто встречаются в ископаемом состоянии.

Именно двойные органы глоссоптерид послужили прототипом гонофилла в понимании Р. Мелвиля, выдвинутого им в качестве структурной единицы гинецея антофитов. Однако с таким же успехом за гонофилл можно принять крылатку Tilia, аналогичную брактеатным диаспорам глоссоптерид и столь же удаленную по времени от возникновения цветковых. Мы не знаем, почему в палеозое были столь популярны листовидные диаспоры, независимо развившиеся у глоссоптерид и гигантоптерид. Во всяком случае, распространение тех и других в основном ограничено пермским периодом.

У большинства мезозойских спермофитов овулифоры или сидячие семяпочки пазушные и защищены — может быть, только на ранней стадии развития — поддерживающими брактеями. Такое расположение и защита семяпочек свойственны хвойным, прасаговникам типа Semionogyna, гнетовым и в модифицированном виде беннетитам. Можно предположить, что пазушная плацентация была исходной для мезозойских семенных растений, включая антофитов, у которых она изредка сохраняется и по сей день [Pauzé, Sattler, 1979]. Из пазушного положения семяпочка могла смещаться на поддерживающий филлом и на верхушку флоральной оси. Гнетовые, по-видимому, реализовали оба направления: у юрских Palyssiaceae семяпочки поверхностные на филломе, у Gnetum они закладываются пазушно и могут смещаться на воротничок, у Ephedra терминальные.

Эволюционное достижение Gnetum заключается в формировании общего кольцевого примордия (валика, опоясывающего флоральную ось), на котором дифференцируются примордии купульных семяпочек, защищенные воротничком — брактеатной купулой второго порядка. Укорочение оси (реально наблюдаемое у G. scandens) и разрастание воротничка могли бы дать пестик, характерный для Centrospermae, но эта возможность остается пока умозрительной.

Более перспективно изучение мезозойских купул, частично унаследованных в редуцированном виде от палеозойских предшественников (Peltaspermum, Umkomasia, Beania), частично новообразованных из апикальных и латеральных овулифоров, а также периовулярных брактей. Наиболее примечательны следующие типы купул (рис. 63).

Dinophyton — четырехлопастная купула с единственной прямой базальной семяпочкой, слегка билатерально уплощенная, обильно опушенная, закладывающаяся в виде кольцевого валика с едва намеченными выступами будущих лопастей. По сопоставлению сохранившихся стадий развития предполагается апикальное удлинение лопастей и зональный рост в проксимальной части, к которой прикреплялись две пары декуссатных перикупулярных брактей. Купула не срасталась с интегументом семяпочки. Строение последней указывает на филогенетическую связь с палеозойскими гидроспермовыми. Купула могла быть унаследована от птеридоспермов типа Gnetopsis или развилась de novo из четырех брактеолей, сросшихся вокруг терминальной семяпочки. Пучки волосков на окончаниях лопастей, быть может, способствовали удержанию пыльцы.

Eoantha — четырехлопастная купула, раскрывающаяся четырьмя продольно-килеватыми, может быть, продольно сложенными створками, содержащими по одной прямой семяпочке. Створки, вероятно, происходят от декуссатных поддерживающих брактей, сросшихся с пазушными овулифорами.

Baisia — радиально-симметричная купула без признаков сегментации, кроме слабой плойчатости в апикальной выступающей части — короне, образующей экзостом. Судя по морфологии, закладывалась в виде кольцевого примордия, опоясывающего гинофор. Содержит одну прямую базальную семяпочку, занимающую апикальное положение на гинофоре, не заполняющую гнездо. Гинофор короткий, остающийся при диаспоре, несущий короткие брактеи и пучки во-

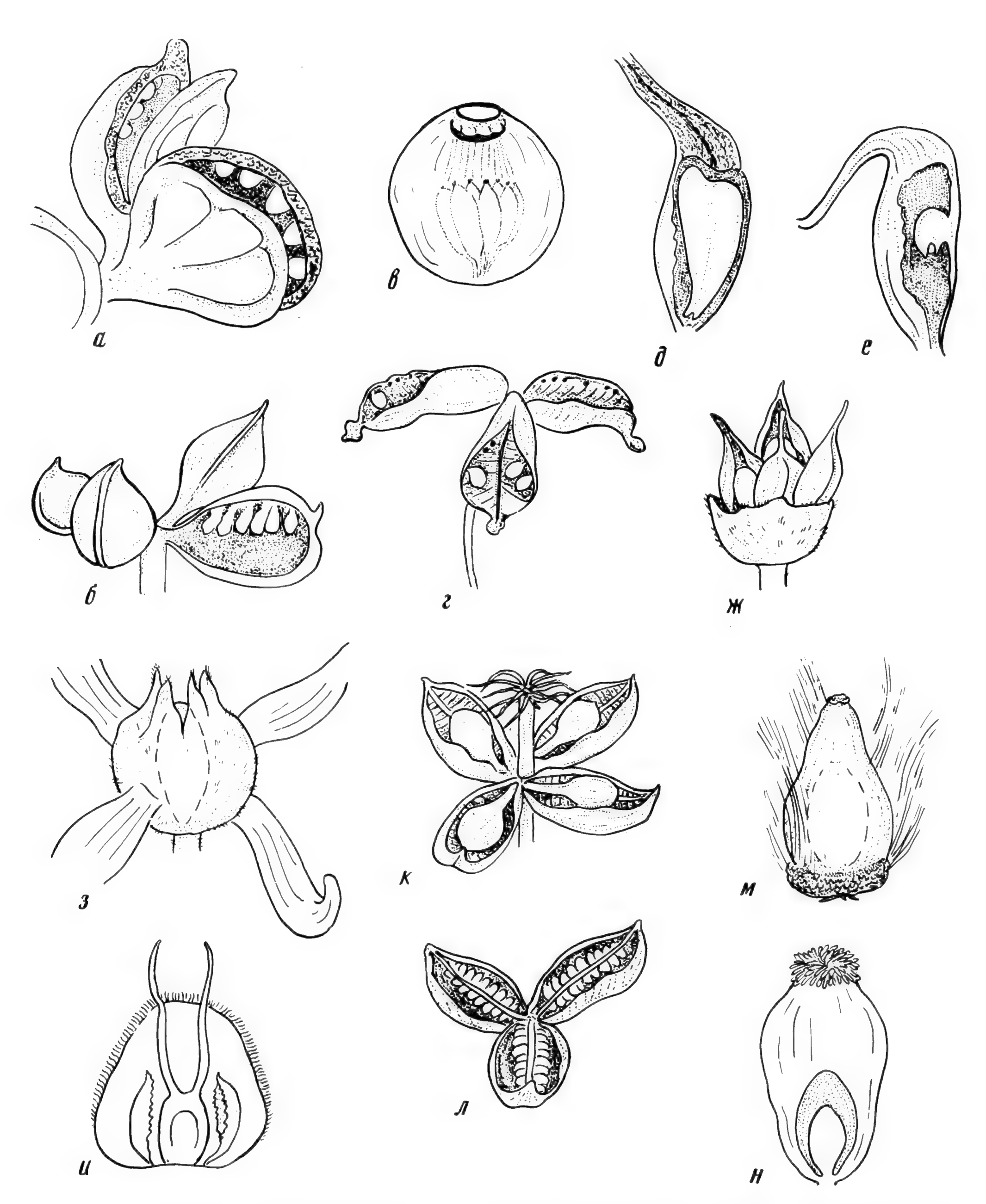


Рис. 63. Купулы проангиоспермов как возможные прототипы карпелей покрытосеменных
а — Leptostrobus, Czekanowskiales; *б* — Drimys, Magnoliales; *в* — Caytonia, Caytoniales; *г* — Paeonia, Paeoniales; *д* — Dirhopalostachys, Dirhopalostachyaceae; *е* — Kingdonia, Ranunculales; *ж* — Fothergilla, Hamamelidales; *з* — Dinophyton, proto-Gnetales; *и* — Merica, Mericales; *к* — Eoantha, post-Gnetales; *л* — Juncus, Juncales; *м* — Baisia, post-Bennettitales; *н* — Piperomia, Piperales. Карпели по: [Cronquist, 1981; Foster, 1961; и др.]

лосков. Предполагается происхождение от гинецея беннетита типа Williamsonia, редуцированного до одной апикальной семяпочки в окружении немногих межсеменных чешуй. Развитие купулы, вероятно, происходило за счет зонального роста в основании межсеменных чешуй, которые укорочены и срослись в корону (как на флоральном апексе некоторых видов Williamsonia).

Dirhopalostachys — парные купулы на боковых ветвях гиноклада, слегка уплощенные, эллиптические, с длинным отогнутым носиком и брюшным швом или складкой, продолжающейся по носику, содержащие единственную обращенную семяпочку. Предполагается происхождение от коротких купул Beania (Nilssoniales), которые, в свою очередь, связаны с Autunia, или, может быть, непосредственно от последней.

Caytonia — сферическая купула с щелевидным экзостомом, расположенным вблизи рубчика и прикрытым складкой (клапаном). Пыльцепроводящие каналы, открывающиеся в экзостом, ведут к семяпочкам. Семяпочки, развивающиеся пучком на базальной планцете (?), оставляют отпечатки на внутренней поверхности гнезда (особенность, свойственная ранним цветковым [Endress, 1986a]), обращенные, с двумя интегументами, микропиле образовано внешним интегументом. Происхождение трактуется двояко: от свернутых перышек сложного макроспорофилла или свернутых гонофиллов, как у глоссоптерид [Krassilov, 1976b].

Leptostrobus — двустворчатая ребристая купула с мелкими семяпочками на субмаргинальных плацентах. Края створок у среднеюрских видов неспециализированны, у более молодых позднеюрских образуют рыльцевые гребни со сложным рельефом папиллозных бугорков и ямок, а также внутреннюю папиллозную кайму, нависающую над семяпочками. Возможно, что она образовалась срастанием двух блюдцевидных купул типа Autunia (каллиптериды).

Сопоставление с пестичными органами антофитов затруднено из-за слабой морфологической изученности как ископаемого, так и современного материала. В известной мере условно можно наметить семофилетические связи между первым и вторым типами четырехлопастных купул мезозойских гнетовых и три-тетракарпеллятными одногнездными пестиками с базальной семяпочкой, которые характерны для Piperaceae, Myricaceae—Juglandaceae и среди однодольных — Gramineae (Poaceae). Сокращение числа лопастей от четырех до трех и двух происходило в эволюции гнетовых [Pearson, 1929] и, по-видимому, параллельно в линиях, ведущих к Piperales, у которых тетракарпеллятные пестики встречаются наравне с трикарпеллятными [Tucker, 1976, 1982] и Myricales, где трикарпеллятный прототип закрепился уже в меловом периоде. Одна из доминирующих групп меловых антофитов с пыльцой Normapolles имела гинецеи этого типа [Friis, 1985]. В группе Restionaceae—Cyperaceae—Poaceae модификации того же прототипа давали трикарпеллятные и псевдомономерные пестики, развивающиеся из кольцевых и полукольцевых примордиев [Phillipson, 1985]. Купула Baisia, по-видимому, псевдомономерная и по форме больше всего напоминает пестик Cyperaceae; ее корона могла дать начало лопастному рыльцу. Сходство довершается аналогичной модификацией перикупулярных брактей, превращенных в волоски.

На возможность формирования карпели Ranunculales на базе Caytonia указал еще Г. Томас [Thomas, 1931], хотя, как мне кажется, в столь сложных преобразованиях, какие он предполагал, нет необходимости. Карпель, производная от кейтониевой купулы с минимальными преобразованиями, должна быть более или менее асцидиформной, с дистальной складкой на месте щелевидного экзостома и обособленным, может быть, листовидным рыльцем (развившимся из клапана над экзостомом) и может содержать многочисленные анатропные семяпочки. Такой тип карпели часто встречается у Ranunculaceae, Trochodendraceae, Hamamelidaceae и Paeoniaceae (производной от него может быть листовка с краевой плацентацией). Особо отметим широкое листовидное рыльце



Рис. 64. Стробил и купулы Leptostrobus (*а, б*) в сопоставлении с аналогичными структурами мелового цветкового Prisca (*в, г*) [Retallack, Dilcher, 1981a] и современной Litsea, Laurales (*д, е*) [Weberling, 1985]

Paeonia, снабжаемое ветвящимися проводящими пучками, как наиболее вероятный апотип клапана кейтонии.

Попарное слияние более вероятно для верхушечных купул Caytonia, которые могли дать терминальный псевдомономерный пестик с двумя группами семяпочек, как у Berberidaceae.

Сходство парных купул Dirhopalostachys и карпелей мелового цветкового Trochodendrocarpus, имеющих такую же форму, размеры, поверхностную ребристость и отличающихся лишь многочисленными семяпочками, наводит на мысль о близости этого прототипа к предковой линии Hamamelidales. Я сопоставлял их также с Kingdonia, одним из наиболее примитивных современных антофитов, сближаемых с Ranunculales [Krassilov, 1984].

Leptostrobus — еще один возможный прототип асцидиформной, дистально пликатной, латерально уплощенной карпели, которая более всего соответствует традиционному представлению о примитивном плодолистике. Приоткрытые при опылении края, рыльцевые гребни, низбегающие почти до основания купулы и продолжающиеся внутрь гнезда, субмаргинальные плаценты, анатропные семяпочки — все эти признаки характерны главным образом для Magnoliales и Laurales, причем среднемеловая Prisca, колоски которой сходны с Leptostrobus (рис. 64), может служить связующим звеном между ним и более типичными представителями этих порядков, в частности псевдомономерными паракарпными Winteraceae (Takhtajania). Хотя намеченные здесь семофилетические линии еще очень фрагментарны, они дают некоторое общее представление о возможных путях формирования карпели, расходящееся с традиционным убеждением в ее филломной природе. Филломная модель не имеет опоры в палеонтологической летописи, поскольку листовидные овулифоры гигантоптерид и глоссоптерид существовали лишь в палеозое, за 100 млн лет до появления цветковых, и не могли участвовать в формировании карпели.

Палеонтологические данные показывают, что деление на карпеллятные и акарпеллятные гинецеи наметилось еще на уровне проангиоспермов. Первые

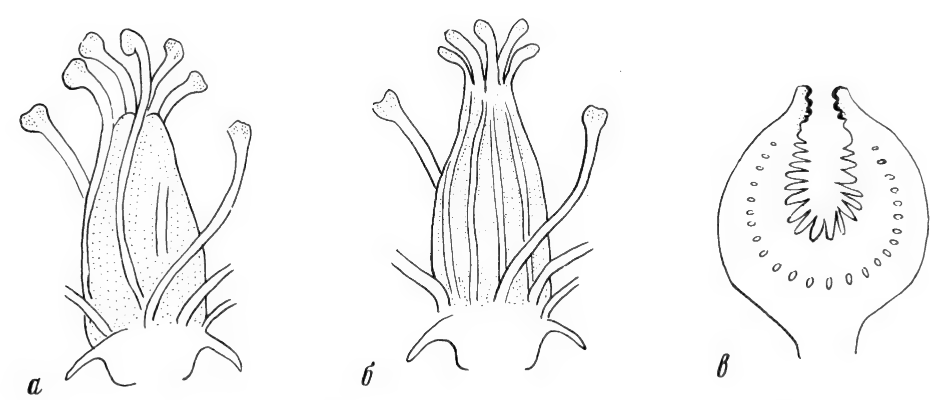


Рис. 65. Различное происхождение рыльца

а, б — гипотетическая схема превращения тычинок, приросших к завязи, в столбики, а их пыльников— в рыльца; *в* — гиперстигма Tambourissa, Monimiaceae (выделена жирной линией) на верхушке нижней завязи с полостью, в которую выходят столбики погруженных карпелей [Lorence, 1985]

в основном относятся к кейтониево-диропалостахиево-лептостробоидной, вторые — к беннетито-гнетоидной линии. В обеих линиях исходное положение семяпочки могло быть пазушным, переходившим в эпифилльное на аппендикулярных органах или апикальное на флоральной оси.

Исходными структурами для различного типа рыльцевых образований могли служить: а) лопасти купулы с концевыми пучками волосков, как у Dinophyton; б) корона купулы типа Baisia из слившихся рудиментов межсеменных чешуй, вторично разделяющихся в виде рыльцевых лопастей или ветвей; в) носик купулы Dirhopalostachys; г) клапан щелевидного экзостома Caytonia — наиболее вероятный прототип листовидного рыльца; д) краевые бугорчато-ямчатые папиллозные гребни Leptostrobus (рис. 65).

У первичных антофитов, по-видимому, преобладали сидячие рыльца. Столбики и связанный с ними гаметофитный тип самонесовместимости появились позднее, причем у позднемеловых цветков Sarysua отмечено удивительное сходство тканей тычиночных нитей и столбиков [Krassilov et al., 1983]. Генетическая общность тычинок и столбиков проявляется в необычном ветвлении тех и других у эуфорбиевых, эпизодическом развитии пыльников на ветвях столбика [Rao, 1935], а также в корреляции изменчивости пыльцы и столбиков у гетеростильных форм. Довольно обычное превращение пыльника в секреторный орган подтверждает возможность происхождения столбиковых рылец от тычинок (рис. 65).

Асцидиформная дистально пликатная карпель — наиболее вероятный апотип радиальной или билатерально уплощенной купулы с щелевидным или двухлопастным экзостомом.

Ценокарпия, по-видимому, берет начало от ценокупулии, проявившейся еще у палеозойских птеридоспермов. Пестики многоплодниковых большей частью псевдомономерны. Апокарпия может быть вторичной и переходить во вторичную ценокарпию. Обратимость тенденций эволюции гинецея не согласуется с традиционным кодексом примитивных—производных признаков.

Семяпочка

Примитивным типом семяпочки считается анатропный, битегмический, крассинуцеллярный. Все три признака выделены путем внутригруппового сравнения и лишь в случае крассинуцеллярности некоторую роль могло сыграть сравнение с голосеменными. Анатропность и битегмичность широко распространены как среди антофитов в целом, так и среди групп, признанных примитивными.

К тому же в соответствии с традиционной установкой легче представить слияние покровов или редукцию одного из них, чем возникновение нового.

Вместе с тем давно замечено, что анатропный морфотип неоднороден, возникает в результате различных морфогенетических процессов (в частности, изгиба семяножки или онтогенетического смещения рубчика к микропиле), у некоторых видов на поздних стадиях развития семяпочки или уже после опыления, а также вследствие обращения карпели.

В отношении природы интегументов существует множество точек зрения, часть из которых унаследована от классической филломной теории, основанной на прямом сопоставлении антофитов с папоротниками. Здесь прототипами интегумента служат листовая лопасть, индузий и другие выросты спорофилла. С развитием теломной теории и появлением первых сведений о формировании семяпочки у прогимноспермов эти представления отошли на задний план. Однако гомологизация частей семяпочки голосеменных и покрытосеменных по-прежнему представляет значительные трудности. Наиболее популярны три варианта: 1) внешний интегумент соответствует купуле птеридоспермов, внутренний — их интегументу; 2) внутренний интегумент соответствует единственному интегументу голосеменных, внешний — новообразование ариллоидной природы; 3) внешний интегумент унаследован от голосеменных, внутренний — новообразование на базе лагеностома или другой части нуцеллуса. Не обязательно считать эти варианты взаимоисключающими. Нуцеллус более или менее единодушно отождествляется со спорангием.

По теломной теории, семяпочка формировалась из синтеломной системы, содержащей только фертильные или также стерильные теломы, которые подверглись скучиванию (в результате сокращения интервалов между последовательными ветвлениями) и срастанию. Покров мог образоваться срастанием периферических теломов, группирующихся радиально вокруг спорангия, давшего начало нуцеллусу. Парные и нередко сросшиеся спорангии показывают возможность происхождения нуцеллуса от двух или большего числа слившихся спорангиев (см. рис. 9).

Другой возможный прототип — это лировидный спороносный орган Aneurophyton, каждая ветвь которого могла превратиться в половину платиспермической семяпочки.

В отличие от А. Мёзе [Meeuse, Bouman, 1974] я не вижу серьезных препятствий для образования у предков семенных растений одновременно двух и более покровных структур [Camp, Hubbard, 1963], которые в дальнейшем частично редуцировались и срастались между собой и с нуцеллусом. Историческое развитие семени как органа многоцелевого назначения определялось соотношением противоречивых морфологических тенденций, обусловленных функциями защиты гаметофита и зародыша, запасания питательных веществ и распространения. Если защитная и запасающая функции требовали массивных покровов и нуцеллуса, то для распространения, наоборот, благоприятны мелкие размеры, облегчение покровов и нуцеллуса за счет редукции проводящих и запасающих тканей. В зависимости от условий на первый план периодически выдвигаются те или иные функции и соответствующие им морфологические тенденции, происходит слияние частей или приобретение новых, нередко носящие циклический характер [Красилов, 1970].

Среди современных спермофитов наиболее архаичными выглядят семяпочки Gnetum, ортотропные, с тремя покровами, внешние из которых закладываются как две декуссатные пары выростов, которые вскоре соединяются в кольцевые примордии [Takaso, Bouman, 1986]. Внутренний покров дистально разделен на длинные лопасти (опадающие при созревании), как у древнейших девонских семяпочек. Gnetum демонстрирует два способа редукции покровов: средний интегумент в ряде случаев прекращает рост на ранней стадии развития, тогда

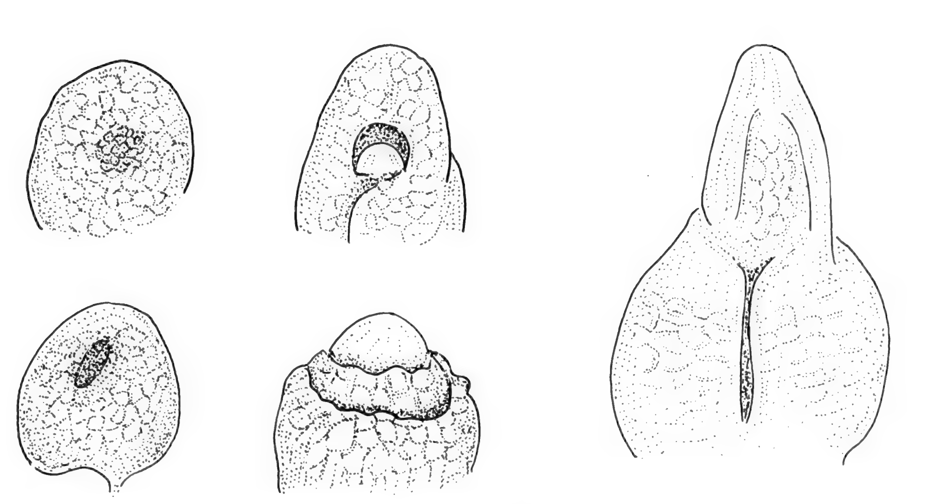


Рис. 66. Развитие асцидиформной карпели и семяпочки у Boerhaavia diffusa (рисунок по фотографиям: [Sattler, Perlin, 1982]; ср. заложение интегументов у Gnetum gnemon на рис. 25)

как внутренний сдвигается к верхушке в результате эндохалазального роста (за счет меристемы, интеркалирующей между основаниями внешних и внутреннего интегументов; рис. 66).

Эндохалазальный рост описан у Annonaceae [Corner, 1949] и свойствен многим цветковым [Bouman, 1984; Bauman, Calis, 1977]. Его результатом считают образование новой ткани, в которую семяпочка погружается, подобно нижней завязи, но эту ткань можно рассматривать также как продукт слияния интергумента с нуцеллусом; и, в частности, у Liliaceae встречаются как двупокровные, так и однопокровные семяпочки с толстым нуцеллусом, слившимся с внутренним интегументом [Sterling, 1973].

Анатропность семяпочек связывают с возникновением покрытосемянности как приспособления, сокращающего путь пыльцевой трубке [Takaso, Bouman, 1984], но эти представления неточны, так как анатропность широко распространена и среди голосеменных. Уже среди палеозойских семенных растений существовало отчетливое разделение между группами с ортотропными и анатропными семяпочками. К первой относятся птеридоспермы с экскупулятными или купулятными базальными семяпочками, кордаиты, войновскиевые, гигантоптериды, ко второй — хвойные, пельтаспермы и (по крайней мере частично) глоссоптериды. На эволюционном уровне прогимноспермов и древнейших голосеменных ортотропный тип можно без колебаний признать исходным. Переход к анатропности, по-видимому, связан с развитием пластинчатых или купульных овулифоров, на которых семяпочки располагались поверхностно, как у хвойных, или постенно, как у пельтаспермов и глоссоптерид, тогда как верхушечное (кордаиты) и краевое (гигантоптериды) их расположение способствовало сохранению ортотропности.

Палеозойские семяпочки неизменно описывались как однопокровные (с купулой или без нее). В то же время обильная васкуляризация нуцеллусов тригонокарповых, отличающая их как от нуцеллусов современных им голосеменных, так и от прототипических спорангиев прогимноспермов, указывает на возможность слияния внутреннего интегумента с нуцеллусом. По этой версии [Красилов, 1970], нуцеллус тригонокарповых не гомологичен спорангию и представляет собой орган двойственной природы, проводящая система которого имеет интегументальное происхождение.

Сложная пыльцеулавливающая система птеридоспермов, включающая ла-

геностом, сальпинкс и плинт, обычно рассматривается как нуцеллярная, т.е. развившаяся из верхушечных клеток спорангия. Не исключено, однако, участие в ее формировании интегументальной составляющей, точнее, свободных верхушек почти полностью слившихся нуцеллуса и внутреннего интегумента. При этом получает более естественное объяснение устройство пыльцеулавливающей системы, состоящей из морфологически достаточно обособленных структурных элементов.

Эти представления противоположны гипотезе А. Мёзе и Ф. Боумана о происхождении внутреннего интегумента от лагеностома (см. гл. 2), хотя в случае вторичного расщепления нуцеллярного и интегументального компонентов последний действительно гомологичен лагеностому.

Мезозойские голосеменные появились в результате адаптивной радиации немногих групп, перешедших из палеозоя. Большинство мезозойских и более поздних хвойных сохранило анатропную семяпочку. Однако в отдельных группах произошла реверсия, очевидно, в связи с дестробиляцией и смещением семяпочки к верхушечному положению. Користоспермовые с прямыми или полуобращенными семяпочками могли дать начало группам, в которых преобладал тот или другой тип. Строгая ортотропность свойственна гинкговым, Cycas и ее мезозойским предшественникам, беннетитам, пентоксилеевым и гнетовым, анатропный тип — нильссониевым и предположительно производным от них диропалостахиевым. Семяпочки кейтониевых и чекановскиевых скорее анатропны.

Еще недавно казалось, что все мезозойские семяпочки однопокровны, но признаки двупокровности обнаружены у юрских кейтониевых [Krassilov, 1984] и беннетитов [Sharma, 1975]. Кроме того, проводящие пучки в нуцеллусе или на границе интегумента и нуцеллуса в семяпочках саговниковых напоминают ситуацию, описанную выше у тригонокарповых. Вообще же интегументальная проводящая система мезозойских голосеменных сильно редуцирована. Соответственно двойной орган — продукт слияния интегумента и первичного нуцеллуса — чаще всего не содержит проводящих пучков и описывается как массивный свободный нуцеллус (аналогично у Liliaceae; см. выше). Указанием на двойственную природу нуцеллуса могут служить толстая кутикула и дистальные образования в виде нуцеллярного клювика с отверстием, похожим на микропиле, как у юрской Karkenia, описанной автором [Красилов, 1972а].

Т. Гаррис заметил, что мезозойские голосеменные по относительной кутинизации внешнего покрова и нуцеллуса делятся на две большие группы, причем ангиоспермоидные беннетиты, гнетовые, кейтониевые попадают в группу с массивными кутинизированными нуцеллусами. Если это двойные органы, то в ходе дальнейшей эволюции могло происходить их расщепление с выделением внутреннего интегумента как морфологически обособленного образования. Причиной обособления могло быть восприятие новой функции, например проводниковой для пыльцевых трубок, как у многих антофитов. Такая ситуация дает некоторые основания говорить о (вторично) нуцеллярном происхождении внутреннего интегумента.

У древнейших антофитов описаны как ортотропные, так и анатропные семяпочки (кампилотропный тип появляется в сеномане, очевидно, как приспособление к удлинению зародышевого мешка и зародыша без увеличения размеров семени). Первые тяготеют к комплексу Myricales—Juglandales и Piperales, вторые —к Ranunculales, Hamamelidales и Magnoliales. Эти две группы оказываются уже при первом появлении довольно отчетливо разграниченными по полярности семяпочек. Наблюдается корреляция анатропности с двупокровностью [Вахрамеев, Красилов, 1979], тогда как ортотропные семяпочки чаще однопокровны.

Сходство семяпочек Caspiocarpus, древнейшего представителя ранункулоидного комплекса, с Caytonia может иметь определенное филогенетическое значение.

½15. Зак. 1491

Оно выражается в практически одинаковой форме, близких размерах, обращенности, кутинизации покровов и относительно массивного нуцеллуса, на котором в обоих случаях могут быть выражены продольные кили (табл. XIII, фиг. 6; табл. XXII, фиг. 4), развитии нуцеллярного клювика, аналогичном выклинивании внутреннего интегумента вблизи микропиле [Вахрамеев, Красилов, 1979; Krassilov, 1974].

В то же время группа Myricales—Juglandales характеризуется ортотропностью в сочетании с апикальным положением семяпочки, которая гомологична семяпочкам гинкговых, гнетовых и байсии. Piperales отличаются от мирикоидной группы по характеру плацентации и, вероятно, происходят от других голосеменных предков в пределах того же беннетитово-гнетового комплекса. В этом порядке сохраняется запасающая функция ткани нуцеллуса (перисперм), несомненно унаследованная от голосеменных.

Мнение о преобладании у древнейших цветковых крупных семян, основанное на предпочтительном изучении ископаемых, видимых невооруженным глазом, и некоторых теоретических соображениях, сейчас необходимо пересмотреть, поскольку методы объемной мацерации штуфов породы выявили большое количество диаспор субмикроскопических размеров [Hall, 1963; Colin, 1973; Binda, Nambudiri, 1983; Khobloch, 1983]. Семена голосеменных, как правило, не мельче 1 мм, обычно гораздо крупнее, тогда как у антофитов уже в меловом периоде нижний предел величины семян опустился до 0,2—0,3 мм.

Размеры семян зависят от запасов питательных веществ, необходимость в которых определяется экологическим статусом вида. Пионерные виды, как правило, производят больше мелких семян, чем виды климаксной фазы. Но при прочих равных условиях нижний предел контролируется структурными факторами. Способность покрытосеменных продуцировать в больших количествах очень мелкие семена — по мнению автора, главное их преимущество над голосеменными в неустойчивых условиях — объясняется крайней редукцией женского гаметофита, который не нуждается в развитии архегониев и может подвергнуться практически беспредельной миниатюризации. Среди проангиоспермов кейтониевые и чекановскиевые имели относительно мелкие семена, иногда мельче 1 мм, что косвенно может свидетельствовать о развитии у них безархегониевых зародышевых мешков и двойного оплодотворения.

Поскольку двойное оплодотворение считается очень важным признаком цветковых и доказательством их монофилетичности, следует отметить, что оно явилось естественным (и, вероятно, неизбежным) следствием редукционного развития женского гематофита, параллельного в различных линиях семенных растений и включающего следующие события.

1. Возникновение апикальных, халазальных и латеральных архегониальных комплексов как предпосылки слияния архегониев и утраты ими морфологической определенности. Судя по распространению архегониальных комплексов среди современных хвойных и гнетовых (Ephedra), они могли формироваться независимо в разных эволюционных линиях.

2. Утрата архегониев как морфологических структур. Кроме цветковых, два из трех современных родов гнетовых лишены оформленных архегониев. Тот факт, что третий род, эфедра, имеет архегониальные комплексы, со всей определенностью свидетельствует о том, что утрата архегониев произошла в процессе эволюции этой группы. Gnetum и Welwitschia не считаются близкородственными, их относят к разным семействам или даже порядкам. Известные нам предковые формы (см. гл. 4) сопоставимы с Ephedra. Таким образом, утрата архегониев могла произойти параллельно по крайней мере в двух эволюционных линиях. В отношении других проангиоспермов мы располагаем лишь косвенными указаниями, позволяющими предположить возникновение зародышевых мешков без архегониев как условия миниатюризации семяпочек. Конфигурация ядер

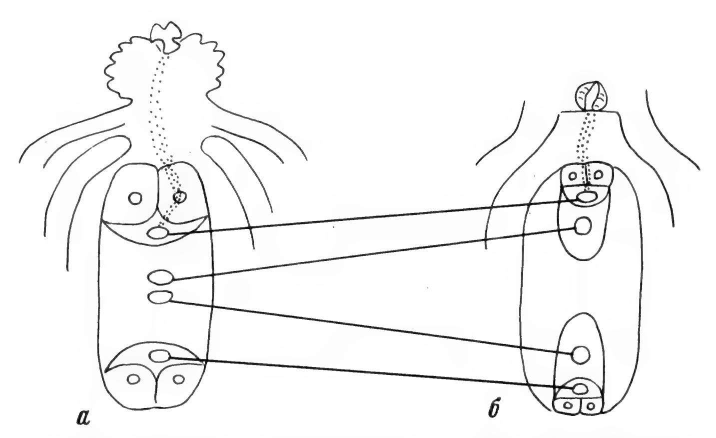


Рис. 67. Сопоставление зародышевого мешка цветковых (*а*) с женским гаметофитом голосеменных (*б*) [по: Coccuci, 1977, с изменениями]

микропиллярного и халазального аппаратов зародышевого мешка типа Polygonum позволяет увидеть в них остатки соответствующих архегониев [Cocucci, 1973] или архегониальных комплексов. В тетраспорических зародышевых мешках ядерные аппараты возникают также на месте латеральных архегониальных комплексов.

3. Сексуализация ядер зародышевого мешка. Как и в обычном гаметофите, часть клеток зародышевого мешка цветковых растений исполняет вегетативные, в частности гаусториальные, функции. Однако функциональная дифференциация здесь выражена в меньшей степени. В многоядерных зародышевых мешках Gnetum и Welwitschia нередко образуется несколько яйцеклеток. Сексуализация ядер может рассматриваться как предпосылка смены функций, происходящей в процессе двойного оплодотворения у цветковых.

Топологически и цитокинетически полярные ядра соответствуют яйцеклеткам архегониев голосеменных, синергиды — клеткам шейки, а яйцеклетка — брюшной канальцевой клетке. Примечательно, что при созревании архегония яйцеклетка смещается в нижнее положение, т.е. в том же направлении — к центру зародышевого мешка, — что и полярное ядро. Продвижение последнего не ограничено брюшком архегония, вследствие чего оно входит в контакт с полярным ядром противоположного архегониального комплекса, совершающим аналогичный маневр (рис. 67).

4. Вхождение в зародышевый мешок и функционирование обоих спермиев. В различных семействах хвойных, в частности у Araucariaceae, Taxaceae, Cephalotaxaceae, отмечается функционирование обоих спермиев. Аналогичное явление у Ephedra описано как двойное оплодотворение. Здесь один из спермиев оплодотворяет яйцеклетку, другой — брюшную канальцевую клетку. Впервые открытое С. Герцфельд в 20-х годах [Herzfeld, 1927; см. также: Pearson, 1929] двойное оплодотворение у эфедры не привлекло внимания или подвергалось сознательному замалчиванию. После его вторичного открытия [Khan, 1940] сторонники монофилии цветковых поспешили заявить о не более чем поверхностном сходстве с двойным оплодотворением у цветковых. Однако намеченная выше гомология ядер позволяет распознать принципиальное тождество основных событий полового процесса в обоих случаях. У цветковых спермии обычно проникают в зародышевый мешок через сенергиду (первично клетку шейки архегония), оплодотворяя яйцеклетку (первично брюшную канальцевую клетку) и полярное ядро (первичную яйцеклетку).

Особенностью покрытосеменных, по-видимому, следует считать не столько двойное оплодотворение, в прототипическом виде встречающееся у голосеменных и проангиоспермов, сколько новый функциональный смысл, которое оно приобрело в связи с развитием эндосперма.

МОДУСЫ МОРФОЛОГИЧЕСКОЙ ЭВОЛЮЦИИ

В морфологии растений слияние частей всегда рассматривалось как один из важнейших модусов эволюционных преобразований. Тем не менее у цветковых растений это явление, кажется, переходит в новое качество. Общий вывод из предыдущих разделов заключается в том, что основные органы этой группы растений имеют гибридную природу. Так, наиболее распространенные типы листьев возникли из укороченных побегов с пучками листьев, чем и объясняются их кауломно-филломные свойства. Цельная листовая пластинка формировалась срастанием сегментов, краевые меристемы которых дали начало пластинчатой меристеме. Сосуды и ситовидные трубки образовались путем объединения трахеид и ситовидных клеток.

Цветки (или часть их) представляют собой конденсированные побеги, несущие брактеатные семенные и пыльцевые стробилы, как у Irania. Тычинка гомологична ветвящемуся андрокладу типа Meeusella, причем пыльник соответствует верхушке паракладия с боковыми спорангиофорами, превращенными в теки.

Слившиеся парные купулы дали начало определенным типам пестиков. Простые пестики большей частью псевдомономерны, а сложные — вторично-ценокарпны. Первичный нуцеллус образовался из двух или большего числа слившихся спорангиев. Вторичный нуцеллус — продукт слияния первичного нуцеллуса с интегументом за счет активности гибридной эндохалазальной меристемы (см. выше).

К той же категории явлений относятся тетраспорические зародышевые мешки, эндосперм, совмещение в клеточном ядре нескольких хромосомных наборов, способствующее включению экзогенного генетического материала в форме гибридизационной интрогрессии или вирусной трансдукции.

Гибридизации органов предшествовали или сопутствовали редукционные процессы педоморфного характера, связанные с ускорением развития и увеличением репродуктивного потенциала — решающего фактора в эволюции ранних покрытосеменных (см. предыдущий раздел). В частности, педоморфная редукция женского гаметофита способствовала миниатюризации семян и увеличению семенной продуктивности.

В то же время гибридизационный органогенез связан с возникновением новых гибридных меристем, обладающих повышенной пластичностью (как мы уже отмечали, основное свойство ранних антофитов) и способностью к восприятию новых функций. Наряду с эндоспермом примерами такого рода функциональных новообразований могут служить гипантий, компитум синкарпных гинецеев — общая проводниковая ткань для пыльцевых трубок, рыльце, формирующееся в сутурной зоне лопастей карпели.

Эти процессы определили основные модусы морфологической эволюции антофитов, среди которых необходимо отметить следующие.

1. Структурный параллелизм — результат общих морфогенетических тенденций, в частности конденсации и гибридизации органов. Антофиты — в высшей степени конденсированные растения. Почти каждый их орган — результат объединения, слияния, функциональной интеграции различных предковых структур. Поэтому структурный параллелизм имеет ведущее значение на всех уровнях организации — от проводящей системы (интеграция трахеид и ситовидных клеток) до зародышевого мешка (миниатюризации семяпочки, редукция архегониальных комплексов до ядерных аппаратов).

2. Конвергенция. Естественный отбор у растений, как уже было отмечено, направлен в сторону фитоценотической интеграции, способствуя уподоблению органов (листья деревьев тропического дождевого леса или жестколистных кустарников, кантарофильные цветки и т.д.). Полисемофилетическое формирование новой функции объясняет уподобление негомологичных органов, например рылец, развившихся, по изложенной выше гипотезе, на основе экзостома купулы, сросшейся с нею брактеи ("клапана" кейтониевых), рудиментарного флорального узла (короны беннетитов и байсии), шва сросшихся купул (лептостробовые) и, может быть, даже сросшихся с гинецеем тычинок (столбиковые рыльца). Альтернативный путь уподобления — гомеозис (например, каликантемия, петалоидия, сходство тычиночных и пестичных органов) как следствие морфогенетического взаимовлияния органов интегрированной системы (цветка). Особый случай конвергенции связан с трансдукцией генетического материала вирусами и бактериями (в настоящее время подтверждена экспериментально; см., например: [Grimsley et al., 1987]).

3. Обратимость. Отмеченные выше явления слияния—расщепления нуцеллуса и интегумента, вторичной апокарпии и вторичной синкарпии свидетельствуют о широком распространении обратимости, в ряде случаев (в частности, в эволюции семяпочки, см.: [Красилов, 1970]) носящей циклический характер и в какой-то мере отражающей периодичность экосистемной эволюции (когерентных и некогерентных фаз, соответственно тенденций к упрощению или усложнению).

4. Полифункциональность. Эндосперм антофитов хорошо иллюстрирует становление новой функции на основе конденсационных процессов. Рыльце — первоначально приспособление для улавливания пыльцы — превратилось в орган селекции, часть механизма спорофитной самонесовместимости, в свою очередь способствовавшей развитию моноклинных цветков и специализированного насекомоопыления. Многочисленные примеры восприятия новой функции и смены функций дает эволюция пыльцевых зерен, в ходе которой гармомегатные образования неоднократно превращались в герминальные, и наоборот. Подобные процессы лежат в основе преадаптаций, способствующих экологической экспансии и увеличению морфологического разнообразия.

ФИЛОГЕНИЯ И СИСТЕМА РАННИХ ЦВЕТКОВЫХ

Прежде чем перейти к обобщению филогенетической информации, содержащейся в предыдущих разделах, необходимы вводные замечания о природе филогенетической классификации, характеризующие позицию автора в этом вопросе.

Классификация обычно рассматривается как упорядочение наших знаний о совокупности исследуемых объектов, которое может быть произведено разными способами. Если мы имеем дело с неупорядоченным множеством, то классификационный принцип не имеет большого значения. Классификация производится любым практически удобным способом и в дальнейшем уже не меняется (как алфавитный справочник). Такого рода классификация не имеет самостоятельного научного значения и используется в вспомогательных целях. Некоторые систематики распространяют этот подход на упорядоченные множества, обладающие внутренней структурой, получая классификации, не согласующиеся с этой структурой и, следовательно, неестественные.

Исследователь, стоящий на эволюционных позициях, рассматривает структурированность биологических множеств как продукт исторического развития — это основной постулат теории эволюции. Естественна для него классификационная система, так или иначе отражающая историческое развитие, вскрывающая внутренние связи, сложившиеся в процессе эволюции, иначе говоря — эволюционная система. Эта установка не привела, как можно было ожидать, к ко-

ренному пересмотру линнеевских принципов типологической классификации, поскольку исторические связи мыслились как происхождение от общего предка, распознаваемое по сохранившимся у потомков (может быть, в измененном виде) предковых — архетипических — признаков.

В последние десятилетия выделилось несколько направлений филогенетической систематики, восстанавливающих родственные связи по унаследованным от предка консервативным признакам — классическая эволюционная школа; по производным признакам, определяющим дивергенцию эволюционной линии, — новая филогенетическая школа, или кладизм; и по совпадению наибольшего числа признаков — числовая школа. Каждое из этих направлений имеет свои достоинства и недостатки; здесь нет места для их подробного обсуждения. Исходные постулаты — консерватизм инадаптивных признаков, дивергенция как единственный способ кладогенеза, количественное преобладание родственного сходства над адаптивным (конвергентным) — слабо обоснованы и едва ли имеют всеобщее значение. В частности, у растений конвергентное сходство может преобладать над родственным. Кладогенез в виде пучка эволюционных линий, одновременно отходящих от общего ствола, не менее вероятен, чем последовательные дихотомии (см. гл. 3).

В любом случае нет оснований выделять лишь один аспект эволюционного развития, один вид структурных связей как основу системы, претендующей на естественность.

Когда систематик имеет дело с определенным временным срезом, он с известным основанием может рассматривать отношения между сосуществующими группировками как "сестринские" (обычный подход кладистов), но в системе, имеющей временное измерение, вполне уместны игнорируемые кладистической школой отношения предок—потомок. Трудно понять также, почему в эволюционной системе подлежит отчуждению такой важный аспект эволюции, как адаптация и соответственно адаптивное сходство.

МОНОФИЛИЯ И ПОЛИФИЛИЯ

Цветковые растения сейчас нередко рассматриваются как отдел; однодольные и двудольные — соответственно как классы. Однако открытие большого числа таксонов с промежуточными признаками среди современных и ископаемых растений (в частности, проангиоспермов) и отмеченное выше отсутствие абсолютных демаркирующих признаков делают границу между ними и голосеменными довольно размытой. Деление на однодольные и двудольные в ряде случаев кажется сугубо условным. По-видимому, различия между покрытосеменными и голосеменными больше соответствуют рангу классов в пределах Spermophyta.

В качестве основной единицы общей системы выступают порядки, в отношении объема которых существует относительное единство мнений, хотя есть еще немало "блуждающих" семейств, относимых то к одному, то к другому порядку, и, вероятно, не случайно к ним относятся древнейшие группы антофитов — Chloranthaceae, Paeoniaceae и Nelumbonaceae. По-видимому, любой из вариантов распределения этих семейств между существующими порядками — не более чем таксономическая условность. К тому же семейство Chloranthaceae настолько гетерогенно, что, может быть, соответствует двум или трем порядкам.

Системы, восходящие к К. Линнею и кульминировавшие в работах А. Энглера или с его участием [Die naturlichen..., 1895—1915], можно считать построенными на адаптивной основе, поскольку основные признаки — одно- и двуцикличность околоцветника, хори- и симпеталия, апо- и ценокарпия — связаны с тем или иным опылительным синдромом. Выше было показано, что ведущие адаптации цветковых, и в частности характер опыления, отражают общую экологическую ситуацию, которая периодически менялась в связи с геобиологическими кри-

зисами. Начав как преимущественно травянистые растения с репродуктивными органами, больше сходными с антокормоидами и антостробилоидами проангиоспермов, чем с типичными цветками, они в течение среднего мела подверглись морфологической перестройке в связи со специализацией по разным группам опылителей. В одном из направлений — кантарофильном — возникли основные черты магнолиевого архетипа, в других — характерные признаки розоцветных, стенкосеменных и сережкоцветных. На рубеже мела и палеогена часть этих линий подверглась "аментиферизации" в связи с распространением летнезеленых лесных формаций. Во время эоценового климатического оптимума резко возросло разнообразие специализированных опылителей и соответствующих адаптаций, возникли различные группы спайнолепестных. Олигоцен-раннемиоценовый кризис имел большое значение для эволюции травянистых растений по линиям "граминизации" и "астеризации". Эта грубая схема показывает, что традиционные подразделения цветковых имеют определенную историческую основу и право на существование в качестве адаптивных типов.

Попытки филогенетической ревизии адаптивной системы восходят к началу века, причем в системах Ч. Бесси [Bessey, 1915] и Р. Веттштейна [Wettstein, 1935], противоположных по оценке эволюционного уровня флоральных признаков, еще сохранены Apopetalae, Choripetalae, Sympetalae в качестве подразделений высшего ранга. Веттштейн также особо выделяет уровни развития (Entwicklungstuffe), в частности Monochlamydeae и Dialypetaleae.

Элементы адаптивного подхода сохраняются в более поздних системах Л. Анберже [Emberger, 1960] и Дж. Хатчинсона [Hutchinson, 1959], разделяющего древесные и травянистые формы. Большинство систематиков сейчас настаивают на расформировании "горизонтальных" таксонов, или град, неуместных в филогенетической системе. Тем не менее в наиболее популярных системах А.Л. Тахтаджяна [1966; Takhtajan, 1980] и А. Кронквиста [Cronquist, 1981] сохранились с небольшими изменениями многоплодниковые (Magnoliidae) и сережкоцветные (Hamamelididae). Дело в том, что избранный этими систематиками метод группировки по наибольшему числу совпадающих признаков вопреки первоначальным намерениям ведет к адаптивным типам, поскольку адаптивное сходство обычно преобладает над родственным (замечу, что типизация высших таксонов едва ли будет способствовать стабильности номенклатуры, так как изменение названия типового рода, например Magnolia, повлечет за собой серию переименований вплоть до отдела Magnoliophyta).

Наряду с морфологическими сейчас широко привлекаются биохимические признаки (некоторые исследователи без оснований считают их более информативными), однако в системах А. Кронквиста, А. Голдберга [Goldberg, 1986] скорее для справки, чем как таксономические критерии. В лучшем случае они просто увеличивают число признаков.

Структура систем, наиболее полно отражающих современное таксономическое мышление [Cronquist, 1981; Thorne, 1976; Takhtajan, 1980], выглядит монофилетической, однако, как известно, монофилетическую форму можно придать системе любых объектов (например, автомобилей), применяя принцип дихотомического ключа. Для сторонника строго филогенетической системы вопрос о моно- или полифилетическом происхождении группы имеет радикальное значение, поскольку в последнем случае она теряет право на существование в качестве естественного таксона.

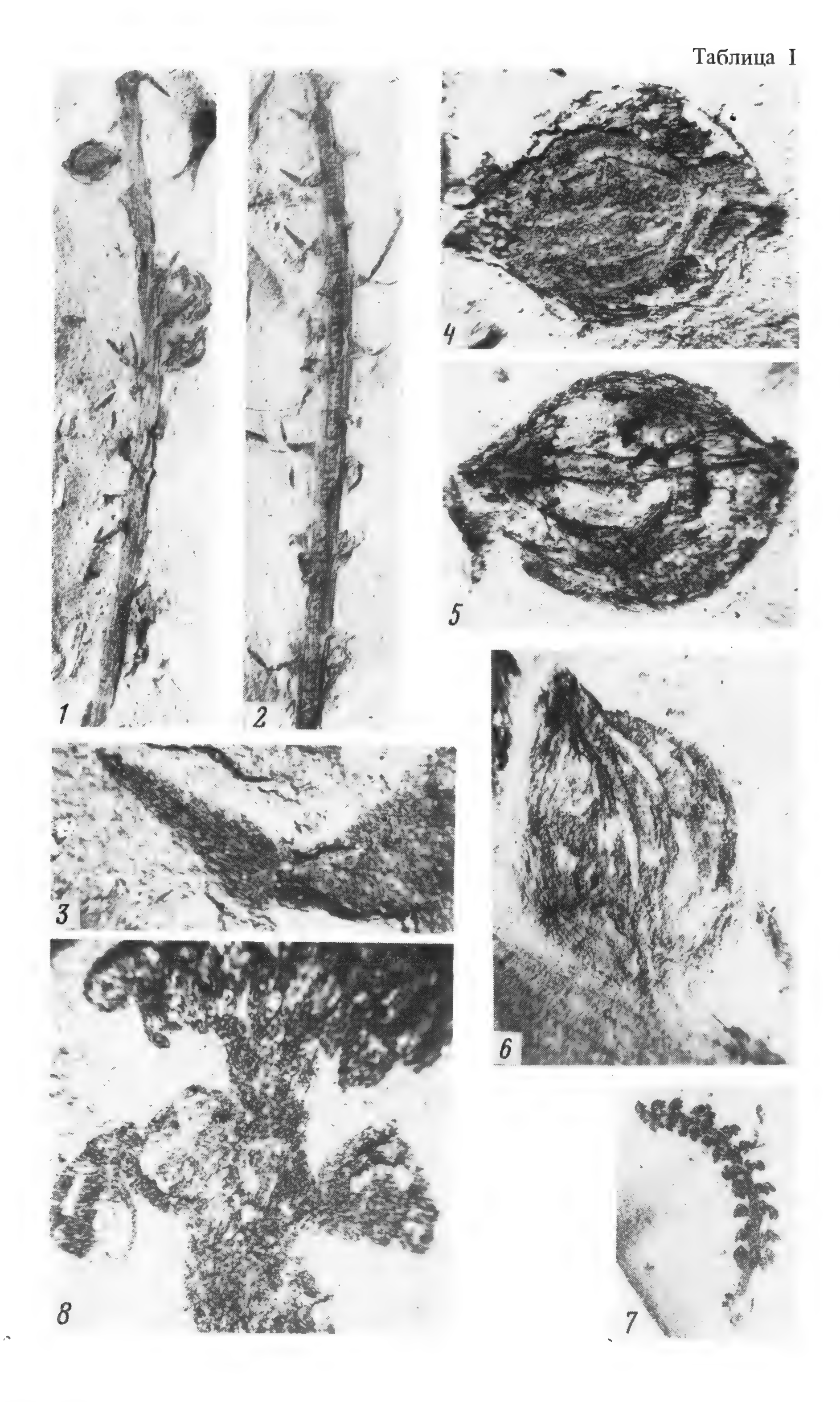
Н. Хьюз выразил законное недоумение по поводу того, что многие уже со всей определенностью ответили на вопрос о монофилии цветковых, хотя изучение их истории находится еще в начальной стадии [Hughes, 1976]. По-видимому, такого рода убеждения не нуждаются в фактическом обосновании. Их истоки уходят далеко в прошлое, к привычной для древних людей форме упорядочения явлений природы путем введения отношений родства (небо порождает воду, вода

землю, земля человека и т.д.). Родство и по сей день воспринимается как наиболее естественная основа системности, идет ли речь о классе или о виде. И наоборот, где нет родства, там нет и системы. Полифилия поэтому выглядит посягательством на систему, одиозной разрушительной идеей, с которой нужно бороться. Эти взгляды усваиваются со школьной скамьи при помощи учебников ботаники, в которых полифилия обычно упоминается в скобках или подстрочных сносках как гипотеза, не имеющая серьезного значения. Между тем такое отношение к полифилии не соответствует ситуации, сложившейся в ботанике в последние годы. Все больше исследователей приходят к выводу о несводимости всего разнообразия цветковых к одному прототипу [Благовещенский, 1975; Тихомиров, 1972, 1986; Хохряков, 1975; Раутиан, 1986; Heslop-Harrison, 1958; Cronquist, 1968; Meeuse, 1972b; Philipson, 1974; и др.], хотя и не всегда называют это полифилией. Дж. Геслоп-Гаррисон, например, писал о "пахифилии" (т.е. пучке близких параллельных линий, образующих "толстое" основание филума), якобы отличающейся от полифилии. В.Н. Тихомиров [1986, с. 33] предпочитает говорить о формировании "разными путями в процессе эволюционной дифференциации общей для всех покрытосеменных анцестральной группы Palaeoangiospermae", тоже не отождествляя такой ход событий с полифилией. Не углубляясь в семантический анализ, который можно найти в ряде недавних работ [Шаталкин, 1986; Stevens, 1986], отмечу лишь, что в генетическом смысле монофилетической следует считать группу, производную от одного генофонда, в структурном — от одного морфологического прототипа. Называть монофилетическим таксон, происходящий от таксона того же или низшего ранга, как это нередко делают, означало бы попасть в зависимость от более или менее условного определения ранга; признание класса или типа покрытосеменных монофилетической группой на том основании, что они происходят от класса голосеменных, сводит всю проблему к таксономическому формализму; кладистический подход неприемлем по причинам, изложенным ниже.

Перечисляя сторонников явной или слегка завуалированной полифилии, я не стремлюсь к авторитарному решению проблемы, а хочу показать лишь, что традиционное упоминание полифилетической гипотезы в скобках или сносках как отвергнутой большинством уже не отвечает современному положению вещей.

Соотношение мнений изменилось благодаря новым методам, давшим новые категории признаков, и более глубокому исследованию признаков, используемых в классической морфологии. Основное доказательство монофилии — обладание уникальным общим для всех членов группы набором признаков — оказалось несостоятельным. Как уже было отмечено в гл. 1, нет признаков, общих для всех без исключения антофитов и не встречающихся у голосеменных. Это утверждение распространяется и на такие архетипические свойства, как цветок, завязь, двойное оплодотворение и т.п. Настойчиво повторяемая мысль о негомологичности сосудов у Gnetum или двойного оплодотворения у Ephedra соответствующим структурам и процессам у антофитов лишена серьезных оснований, а следовательно, не оправдывается и представление об эволюционной уникальности этих и подобных им признаков.

Серьезные логические просчеты существуют и в использовании метода корреляций для обоснования филетического единства группы и выявления архетипического набора признаков. Например, позитивная корреляция между трехлакунным узлом и прилистниками — классический пример Синнота и Бейли — означает лишь, что по каким-то филогенетическим, структурным или функциональным причинам, которые должны быть проанализированы в каждом конкретном случае, прилистники чаще сочетаются с трехлакунным, чем с другими типами узлов. Наделение этими признаками общего предка всех антофитов относится к категории неоправданных обобщений. Если из 66 семейств двудольных


1
2
3
4
5
6
7
8

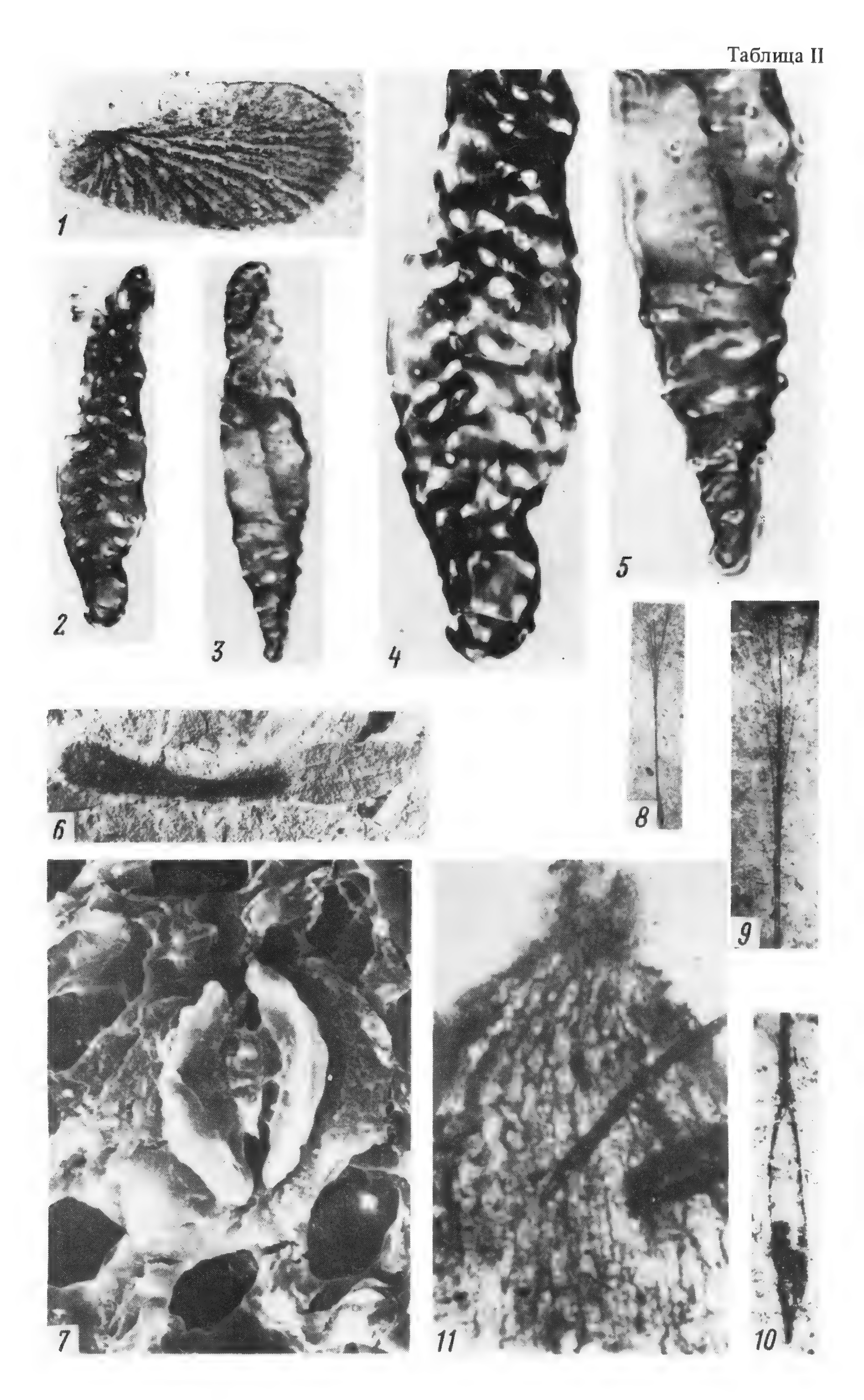
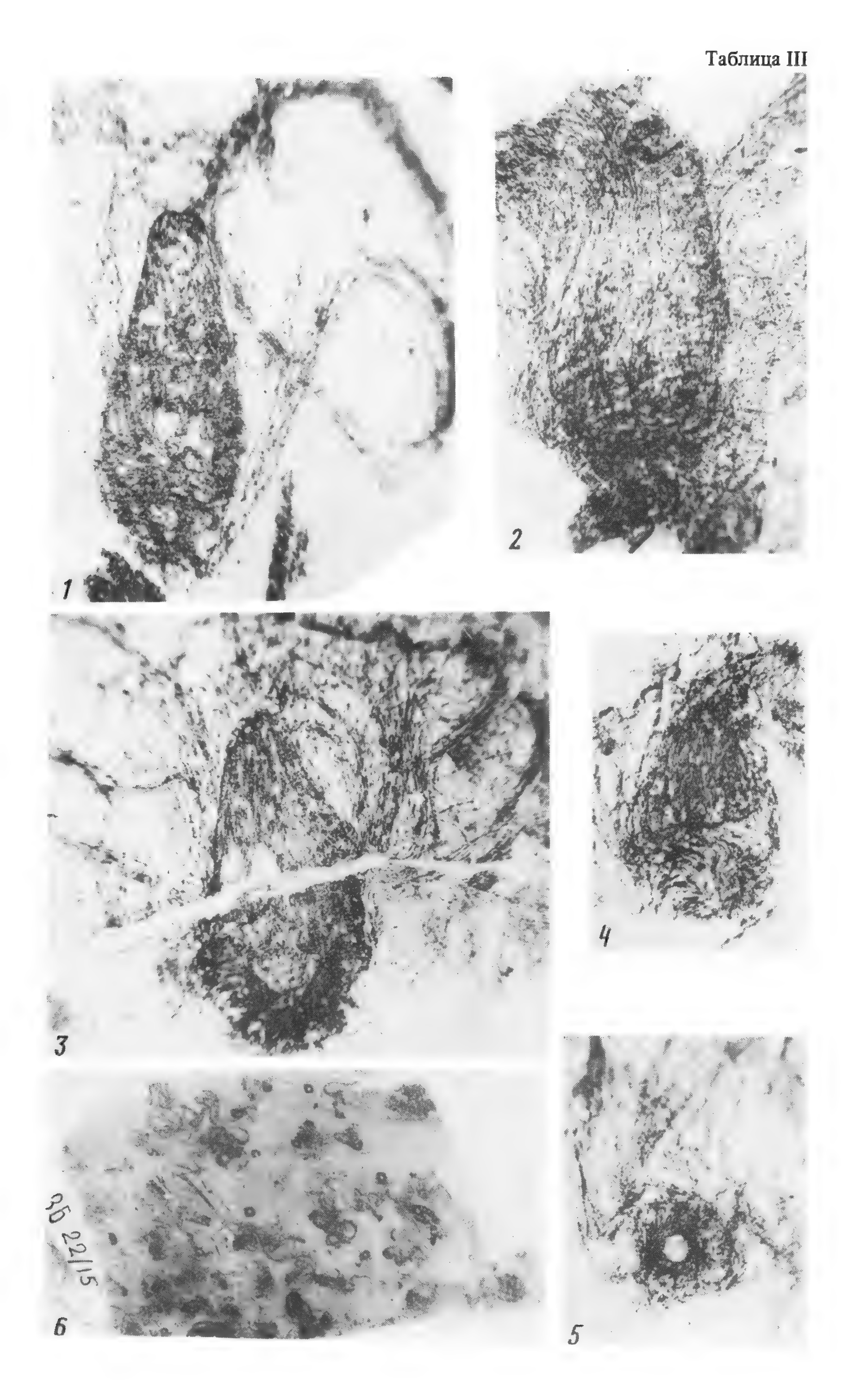
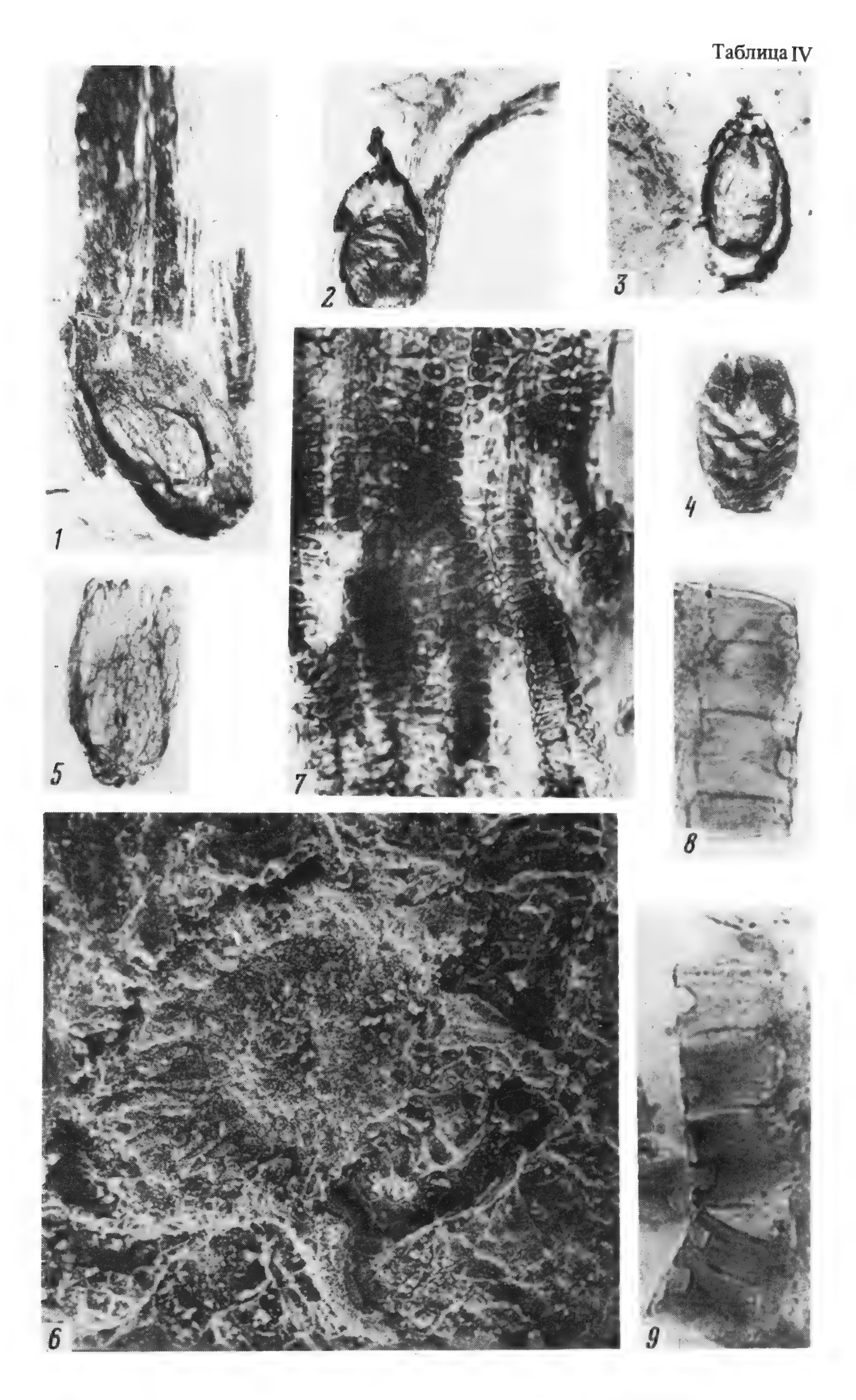
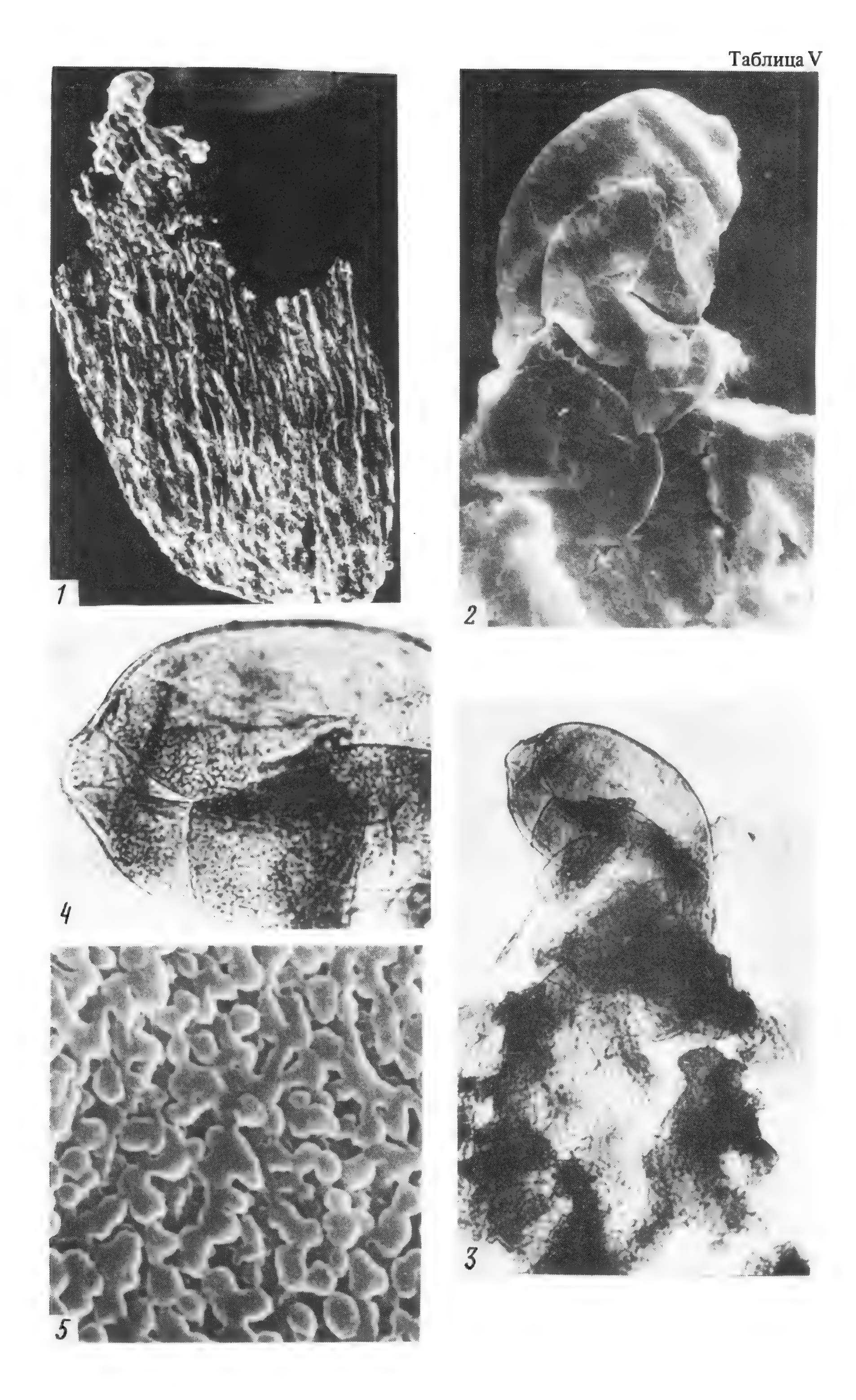
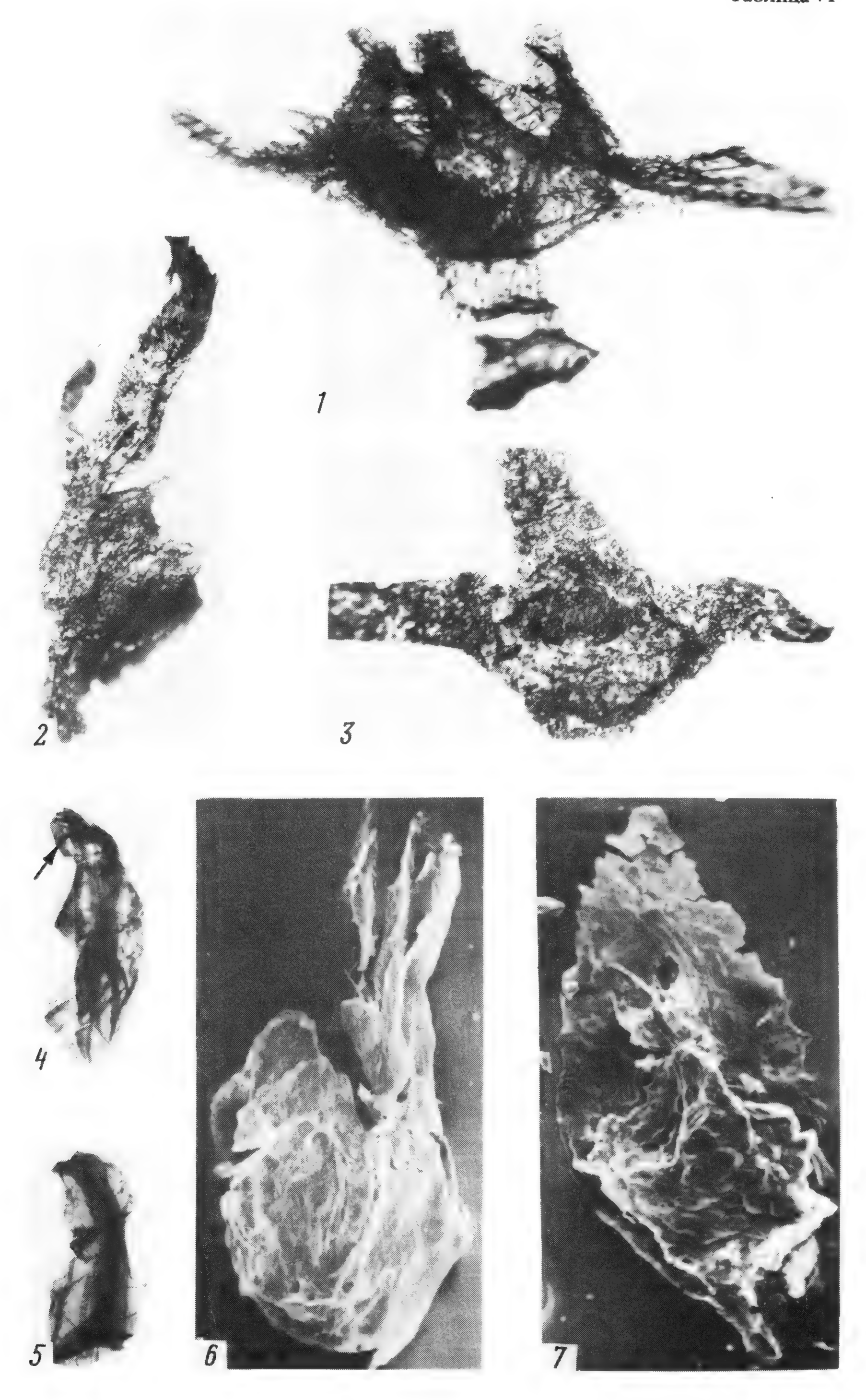

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11

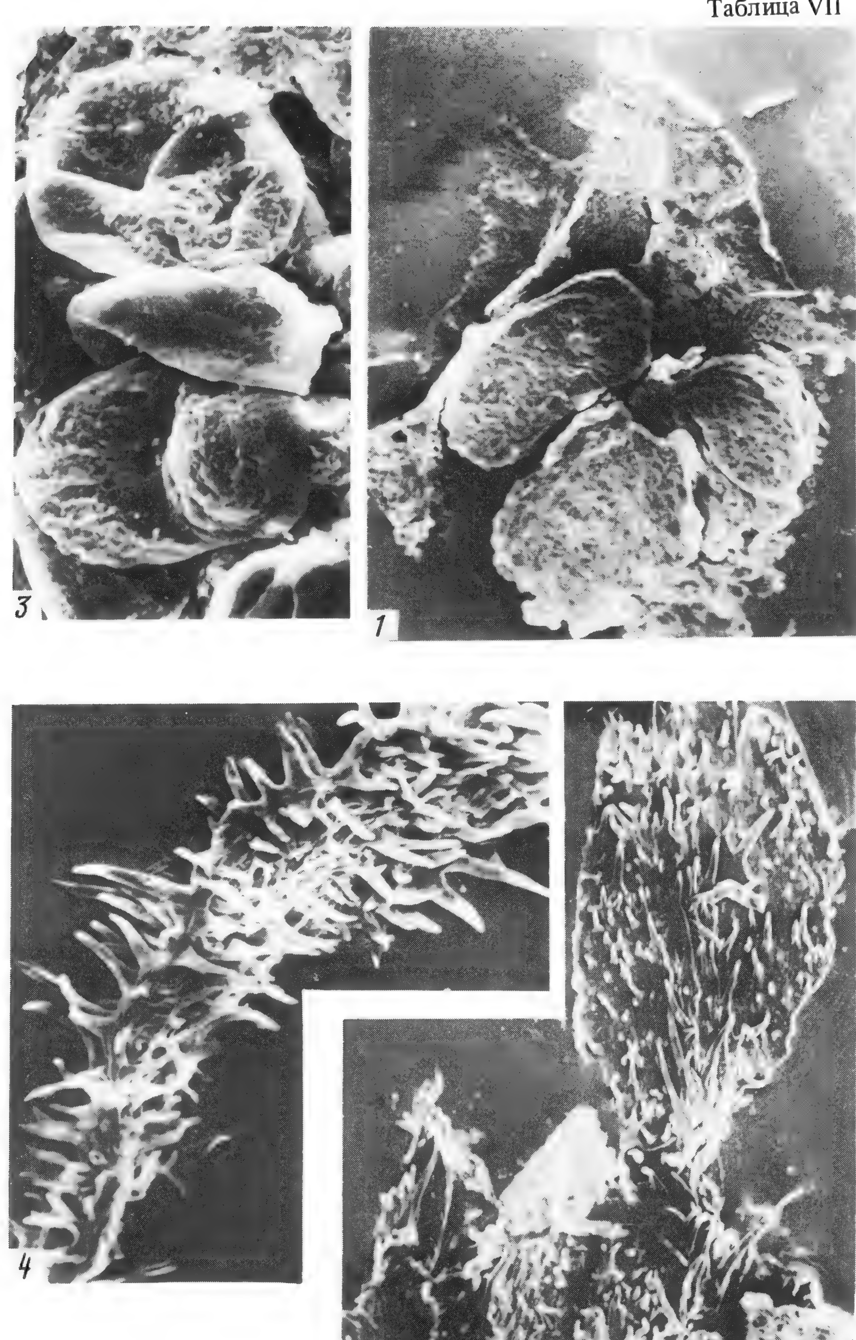
Таблица III



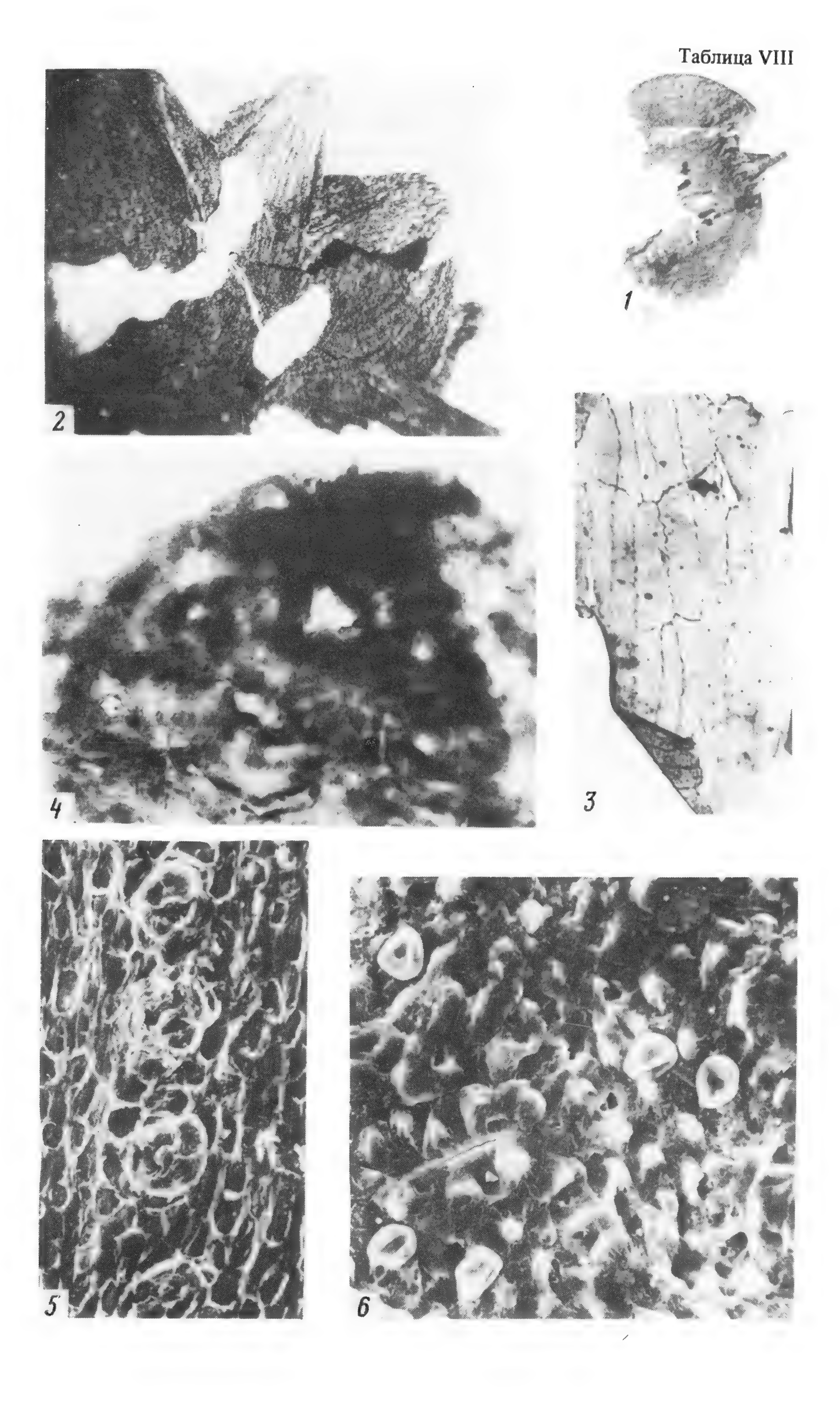

1
2
3
4
5
6
7
8
9

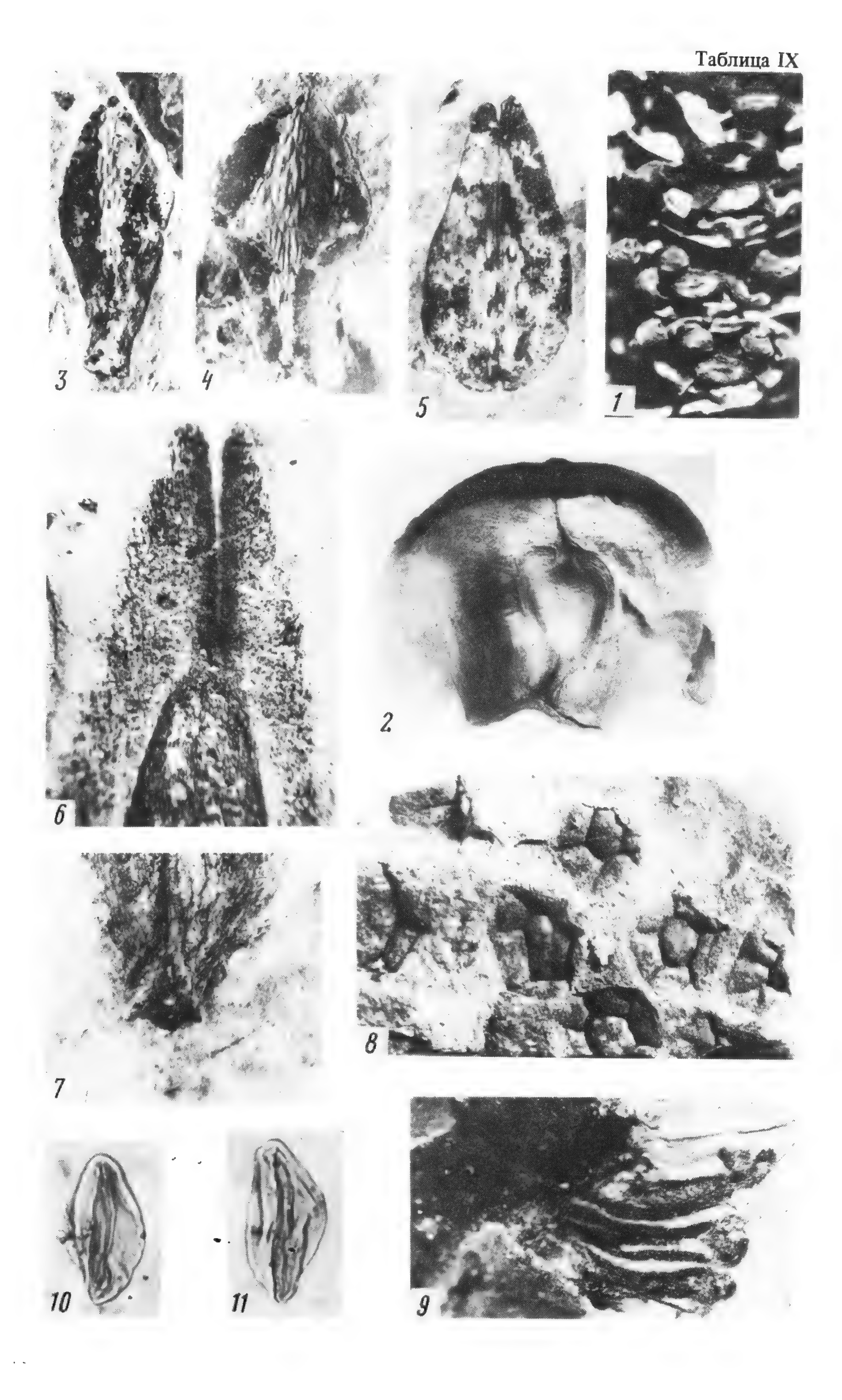

1
2
4
3
5

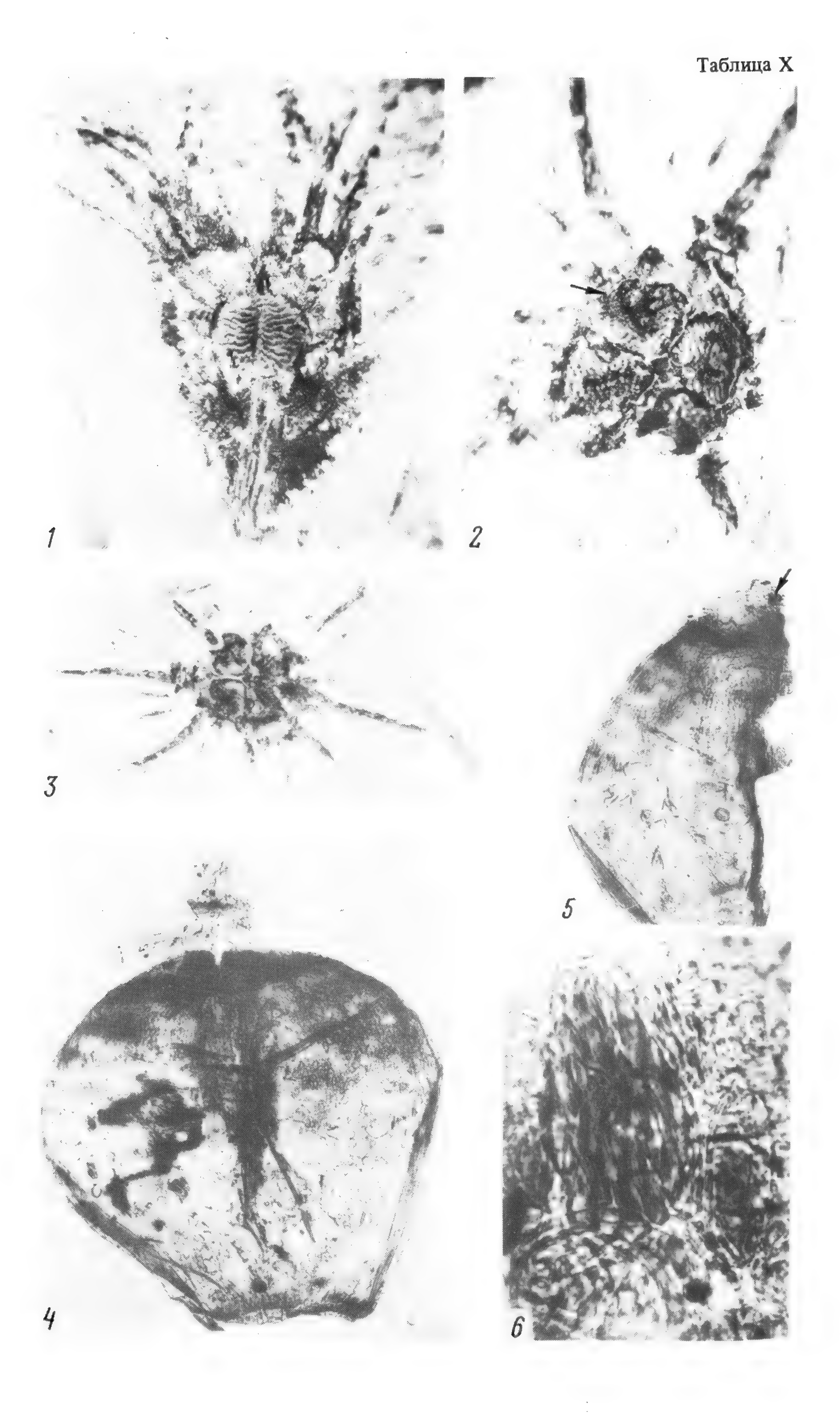

1
2
3
4
5
6
7

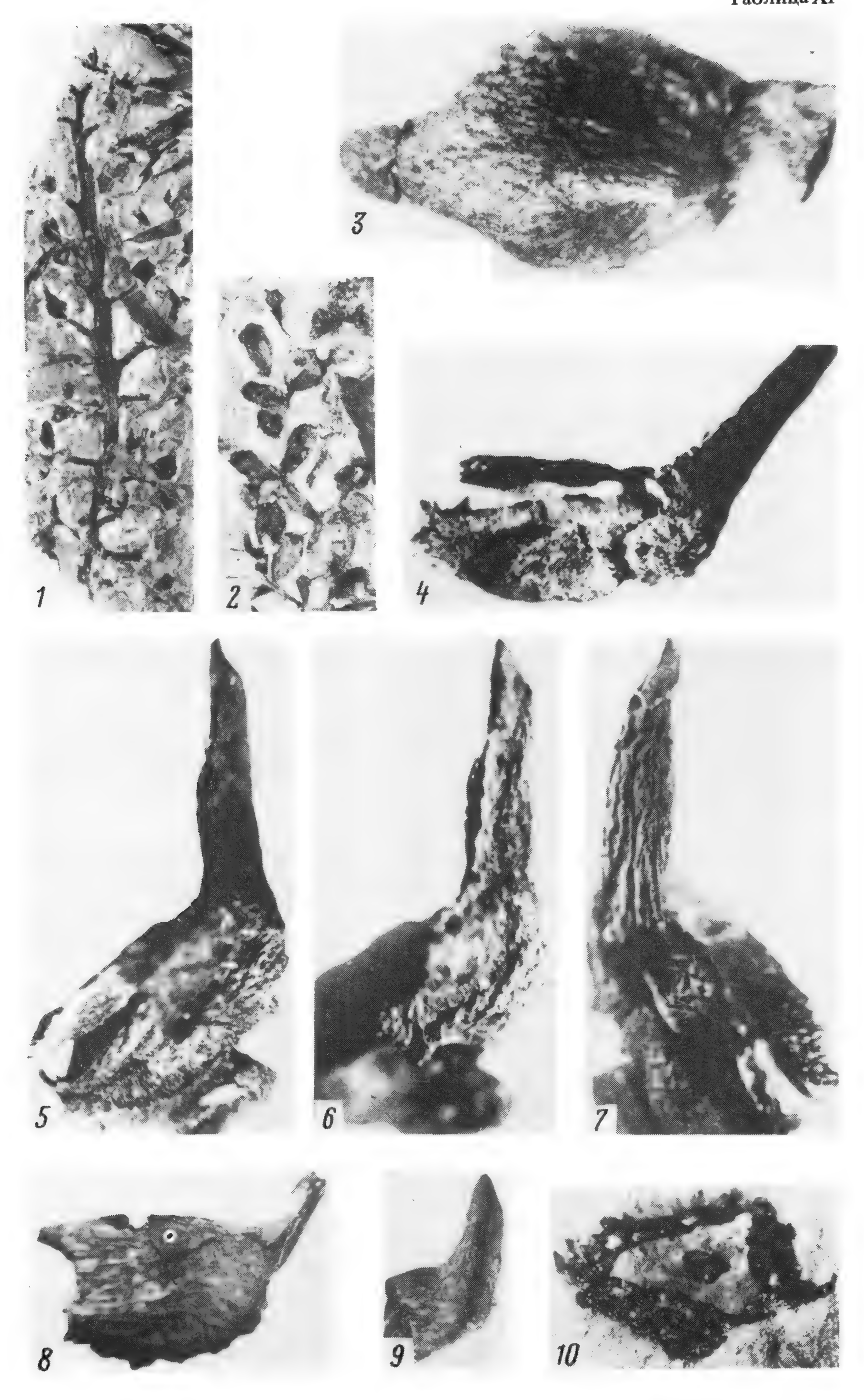


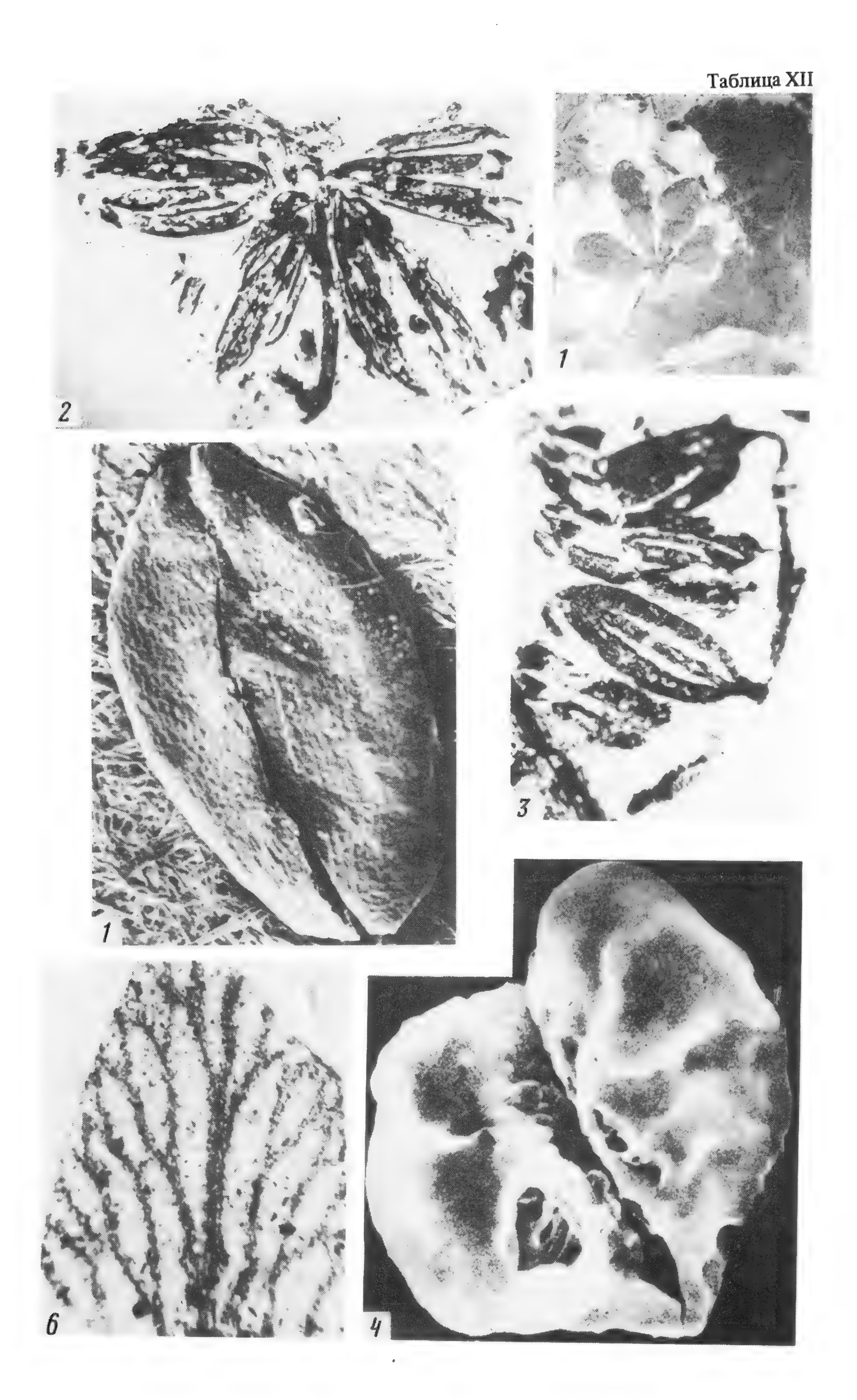
3
1
4
2


1
2
3
4
5
6


3
4
5
1
6
2
7
8
10
11
9


1
2
3
4
5
6


1
2
3
4
5
6
7
8
9
10


2
1
1
3
6
4

2

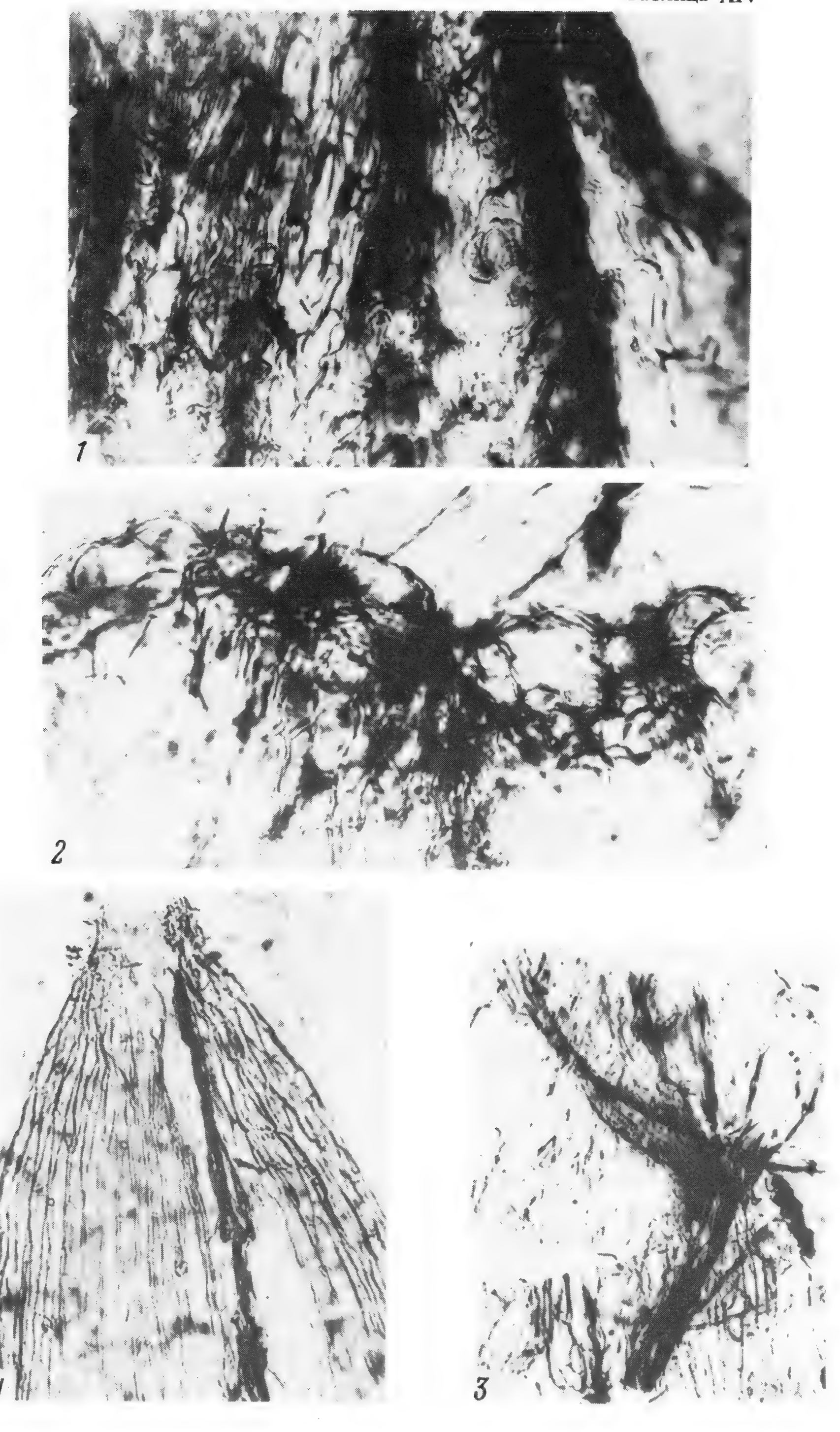
1

3

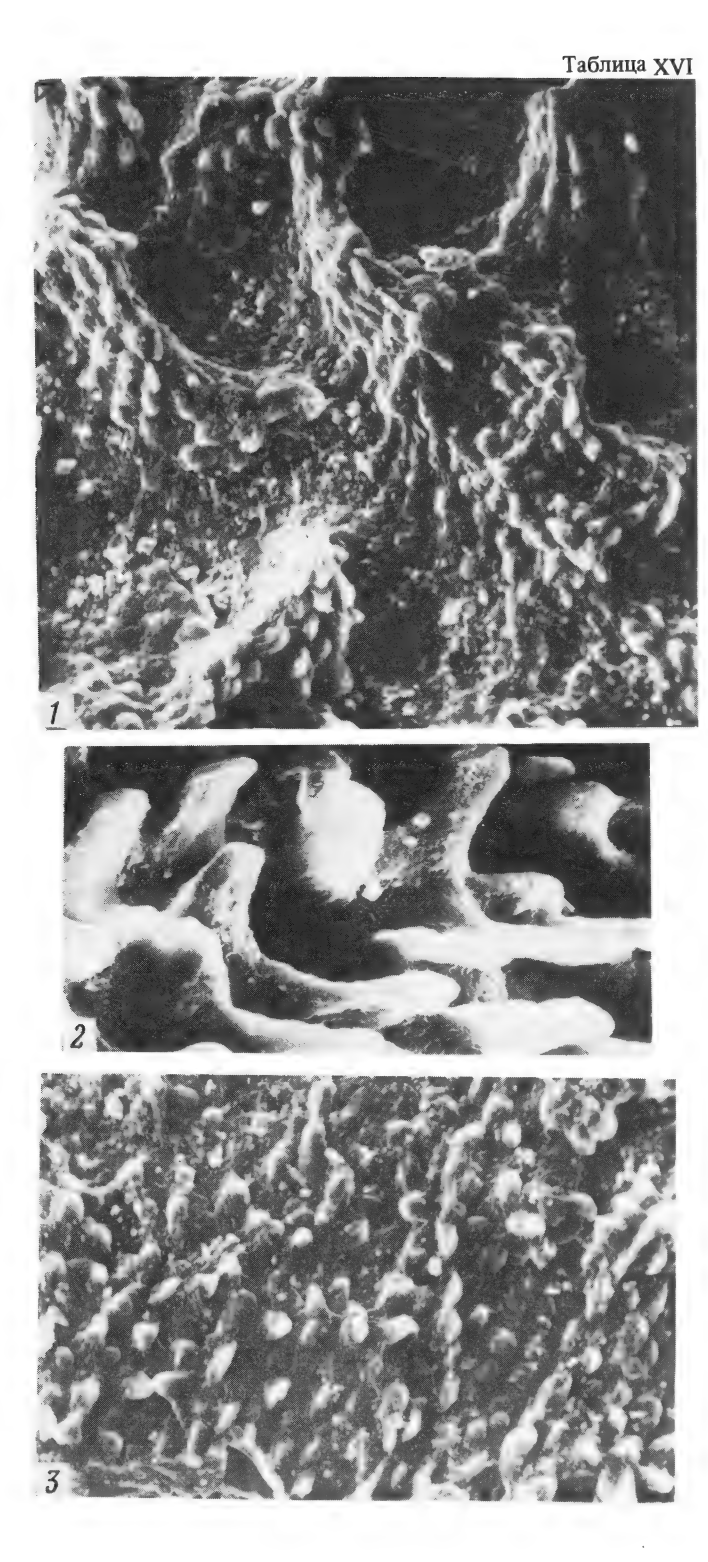
4

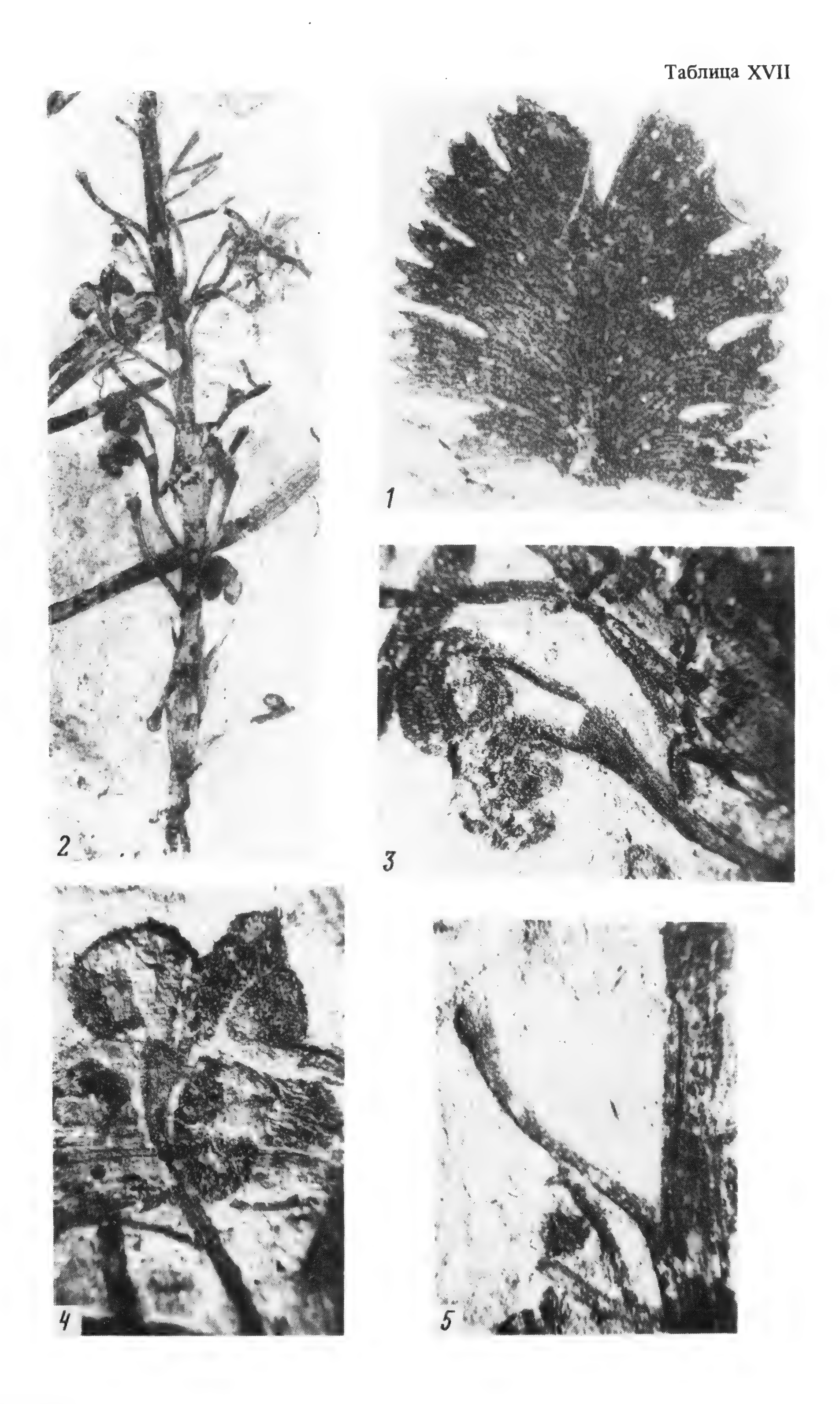
5

6

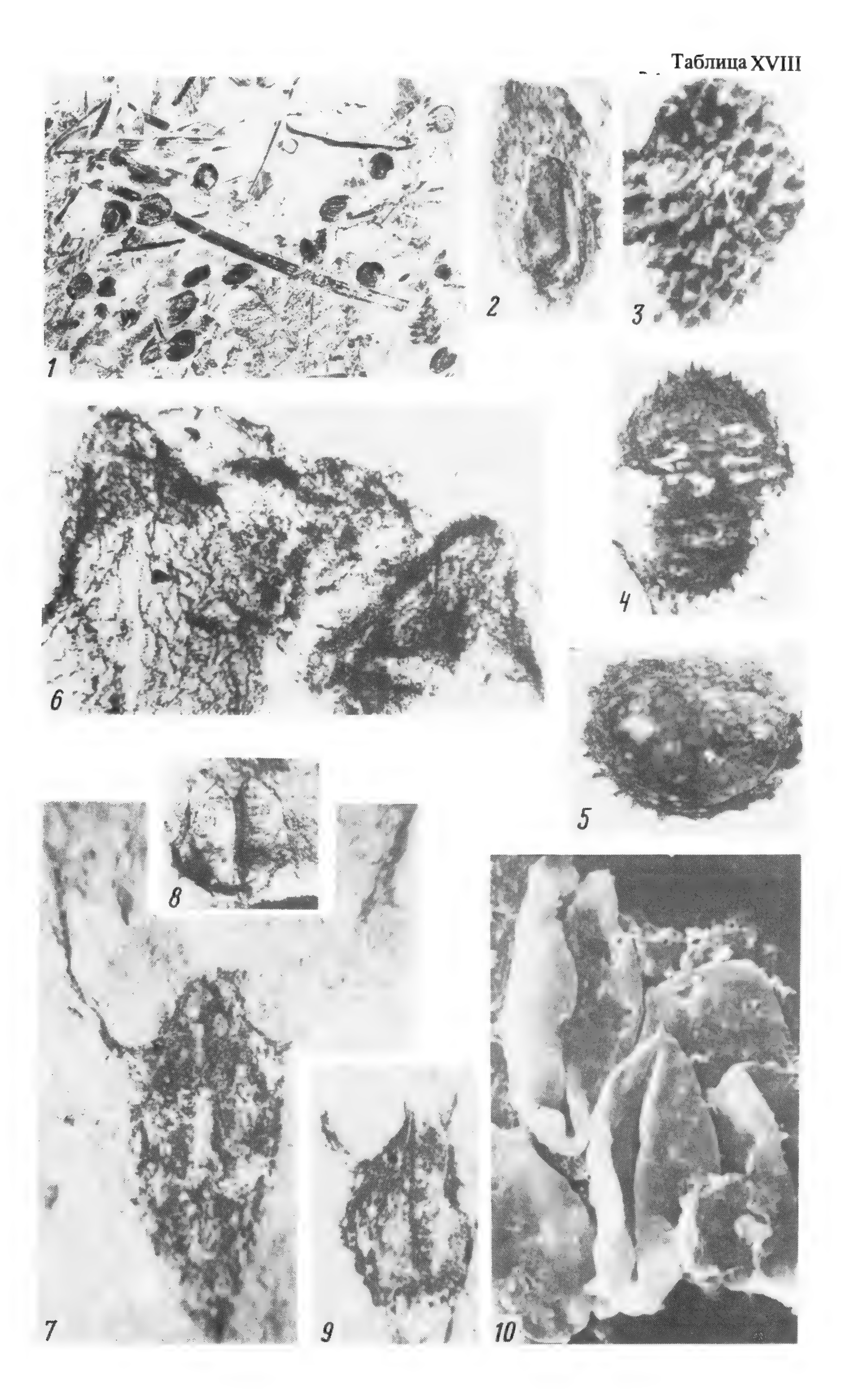

1
2
4
3

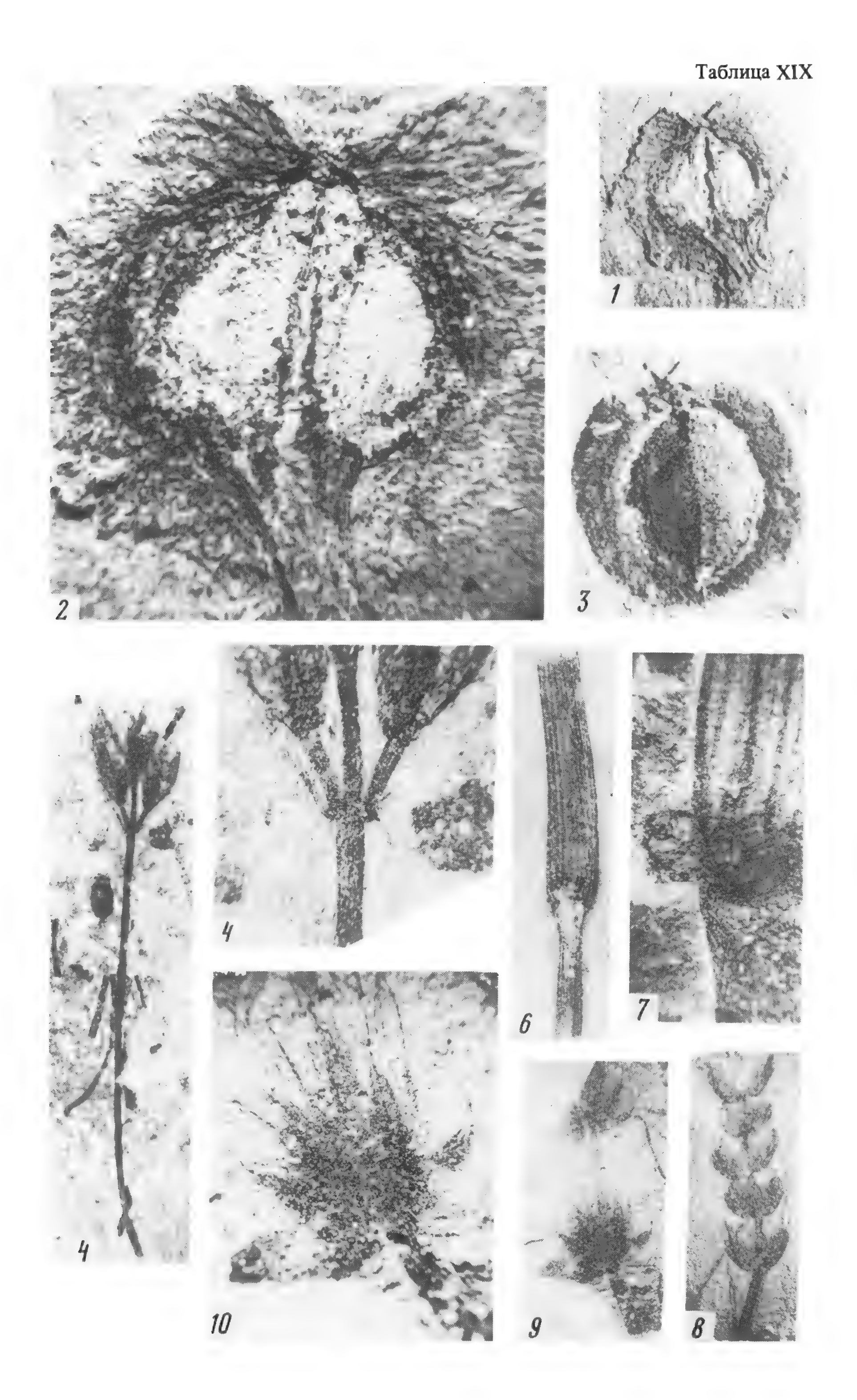

1
2
3
4
5
6
7
8
9


1
2
3

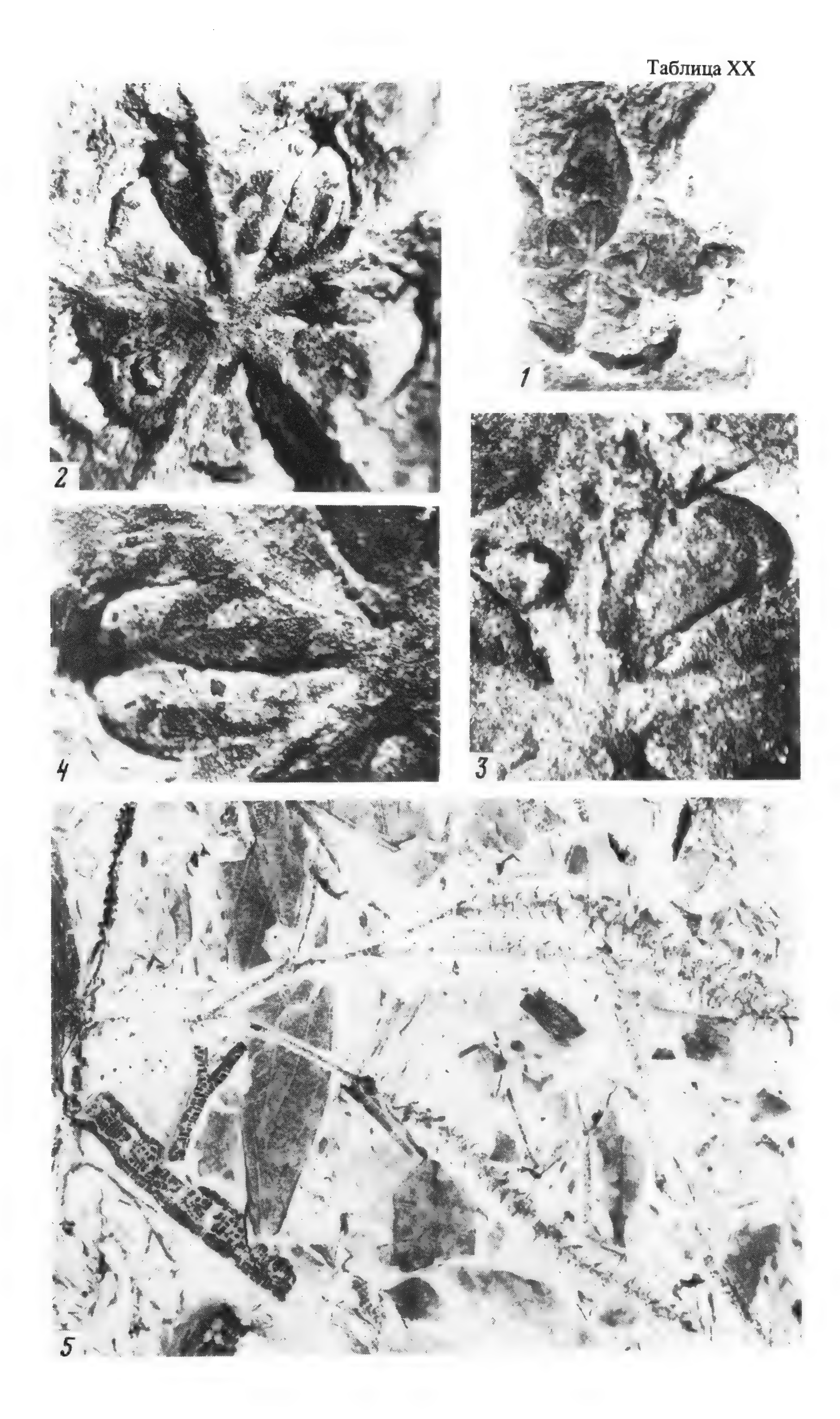


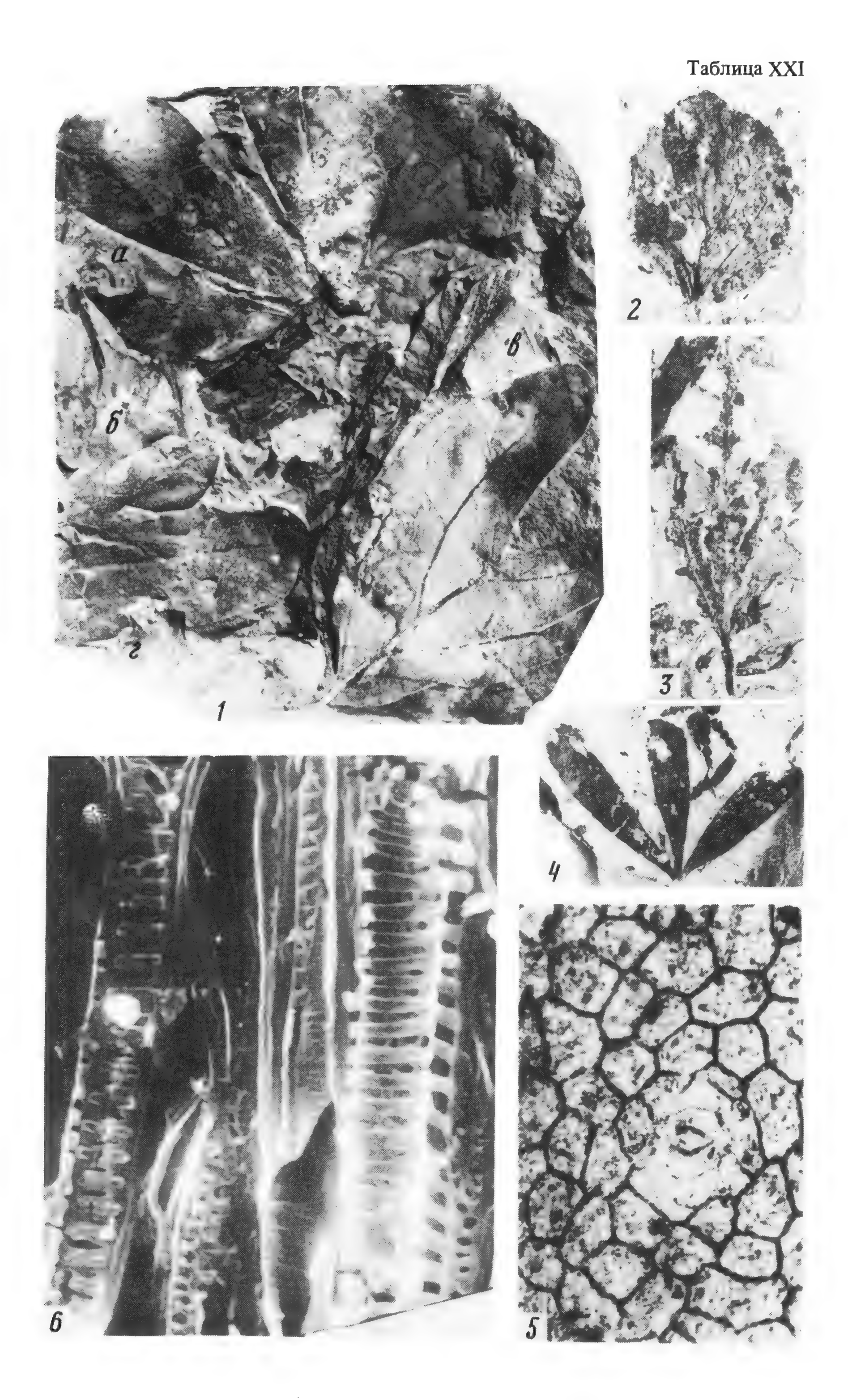
II. Зак. 1491

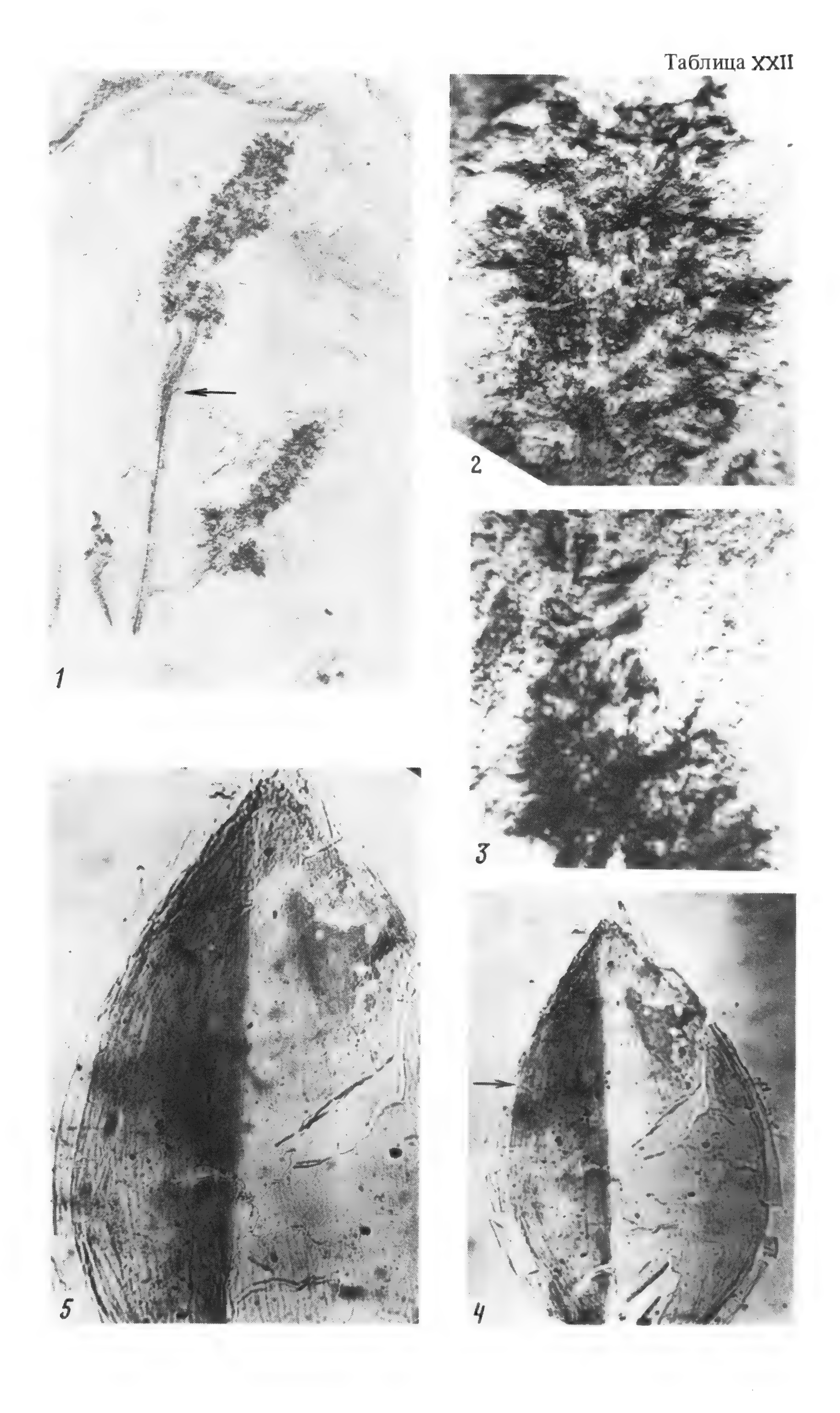

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10

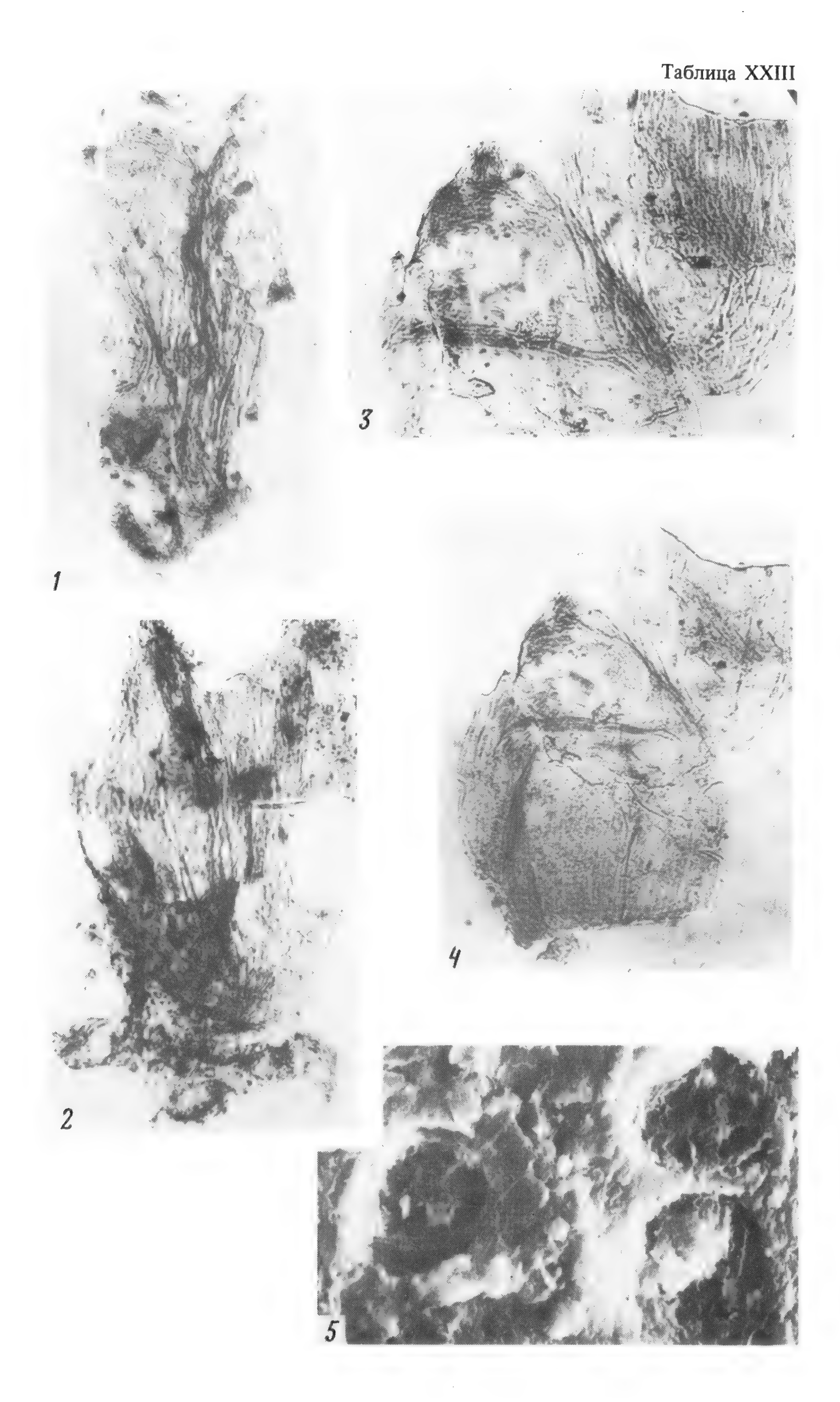


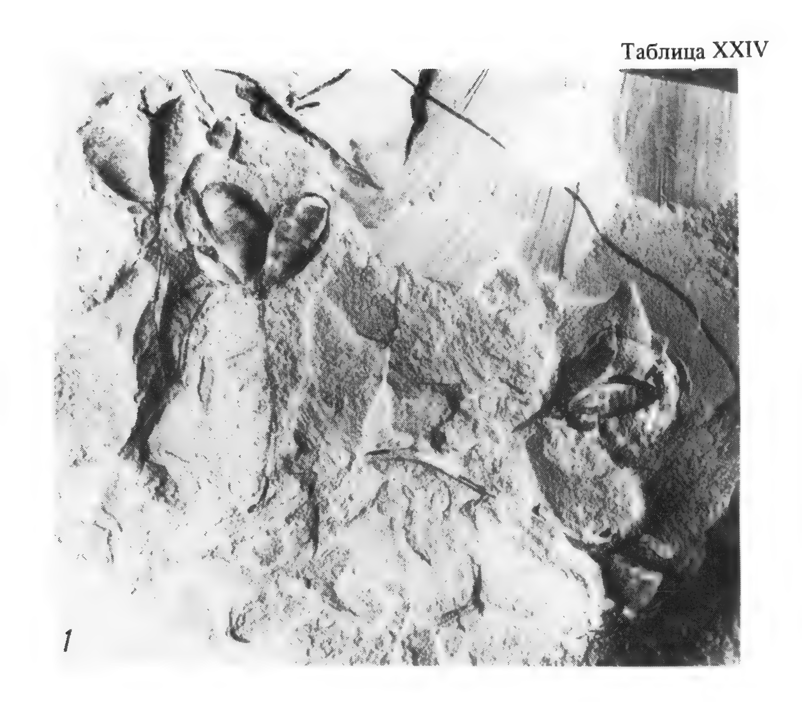
1
2
3
4
4
6
7
10
9
8

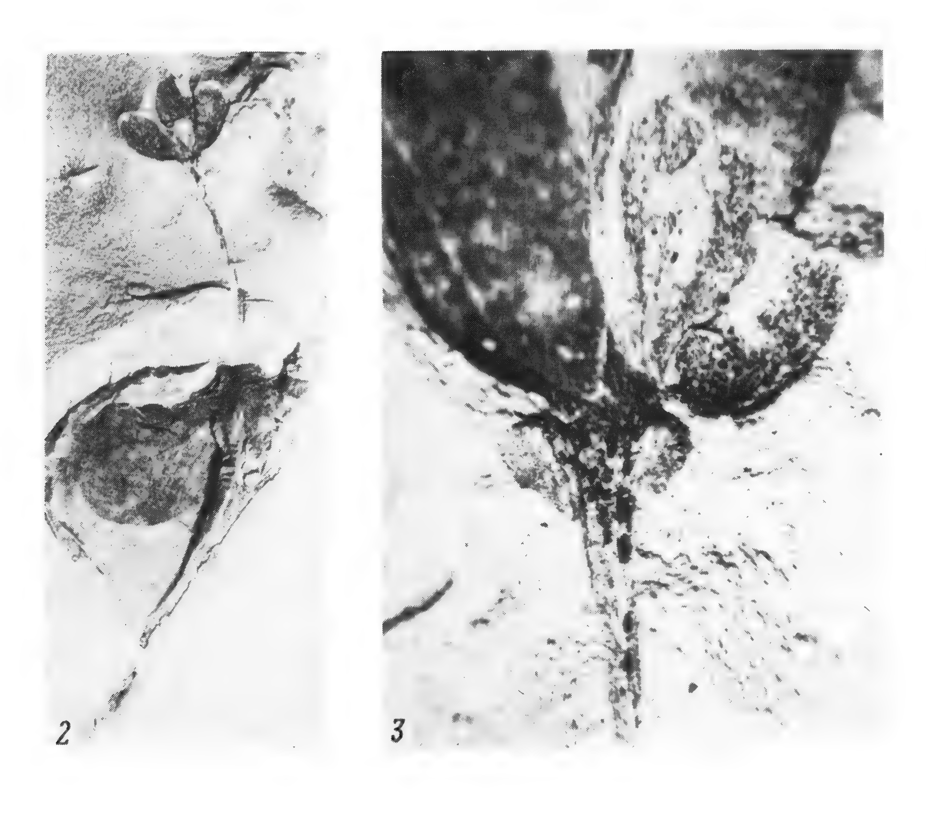

1
2
3
4
5

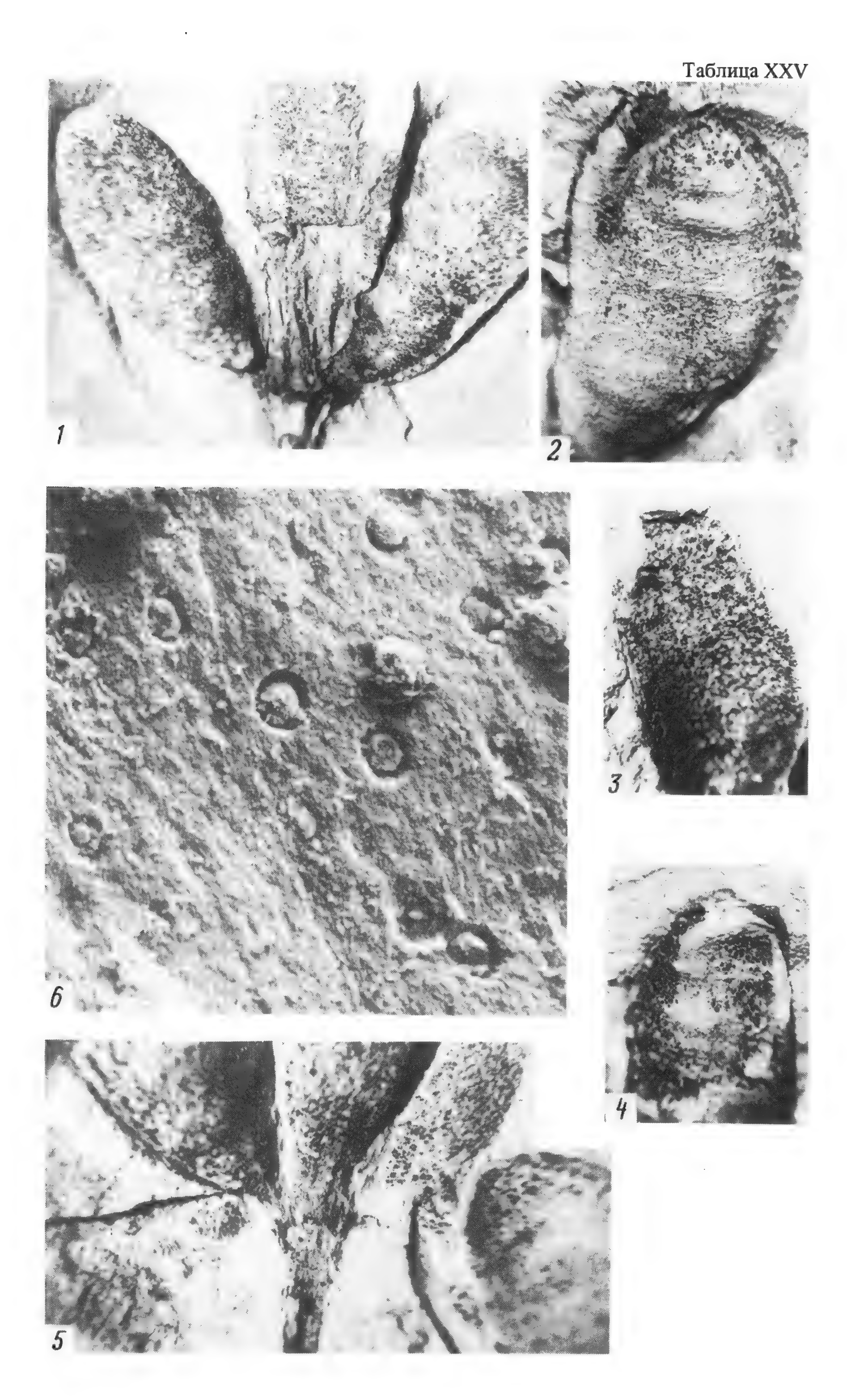

а
б
в
г
1
2
3
4
5
6

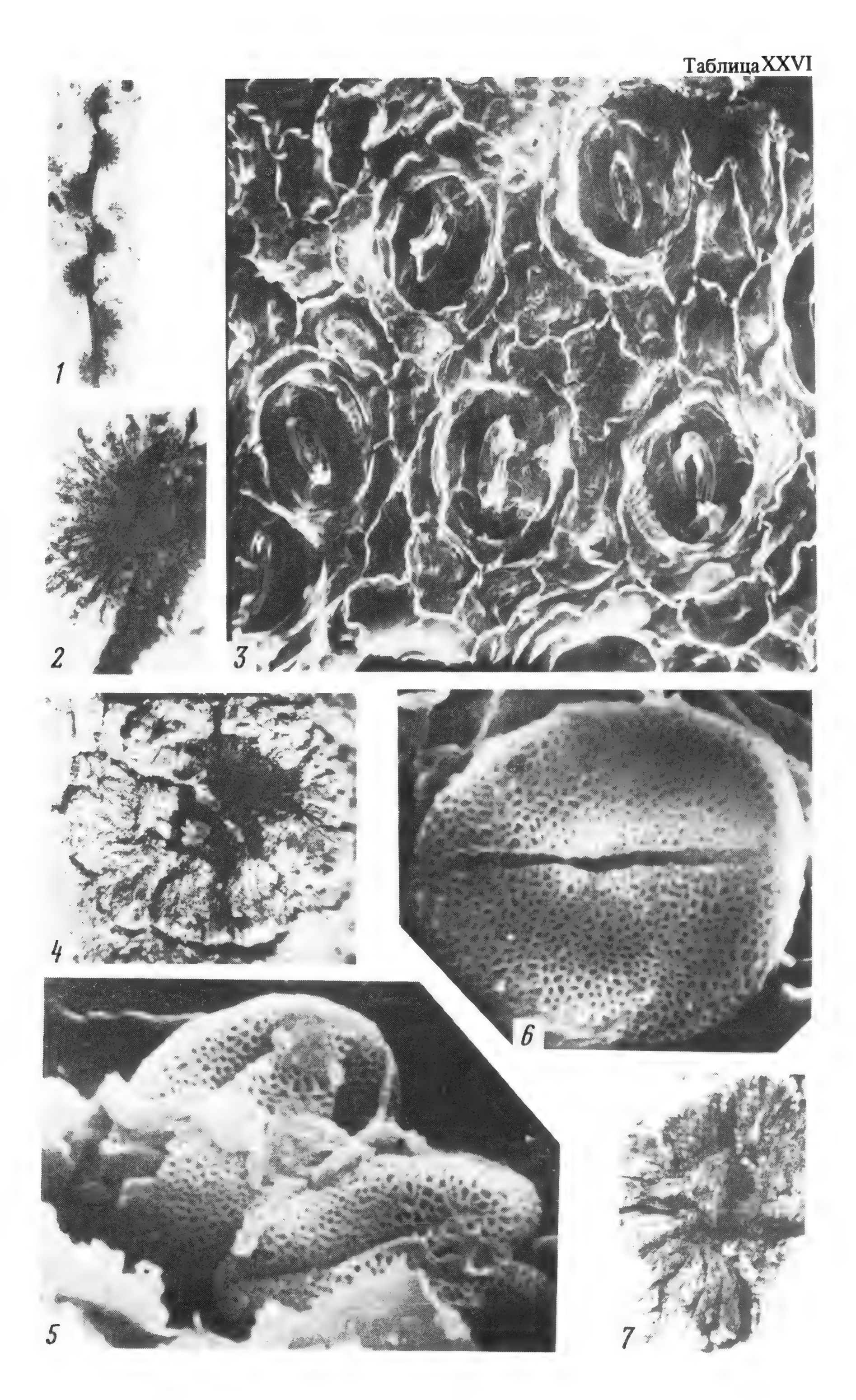

1
2
3
4
5


1
2
3
4
5


1


2
3


1
2
6
3
4
5


1
2
3
4
5
6
7

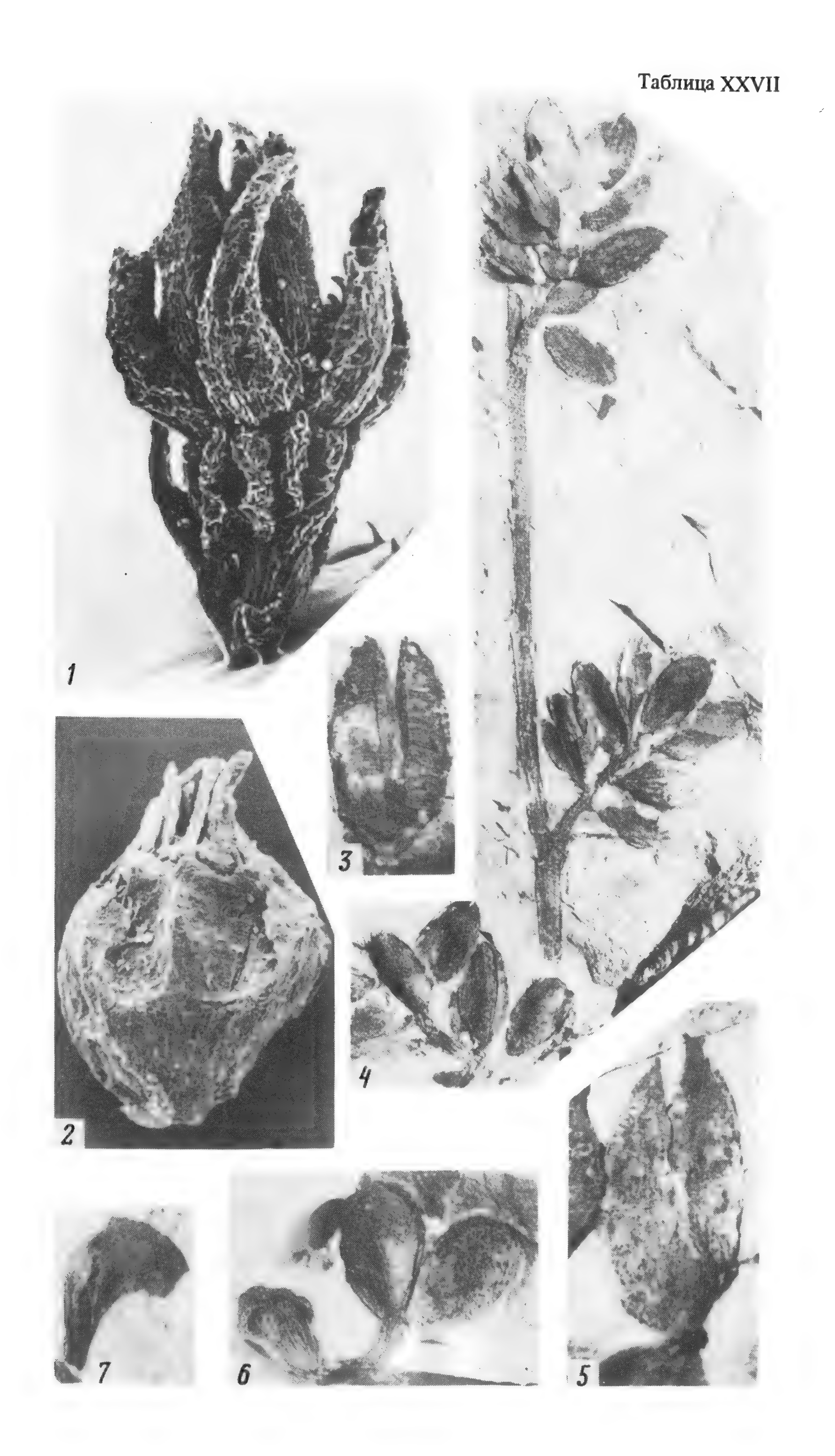
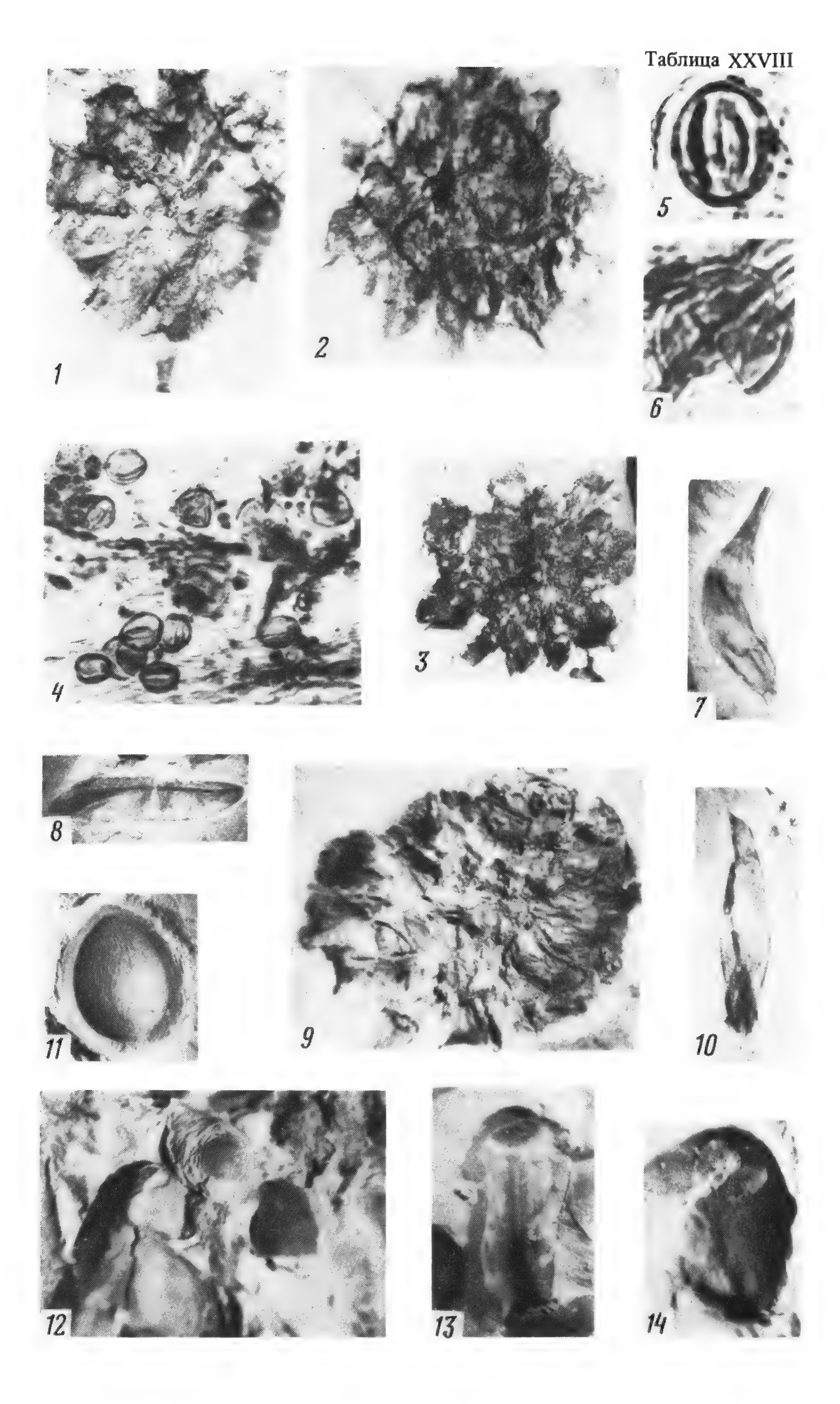
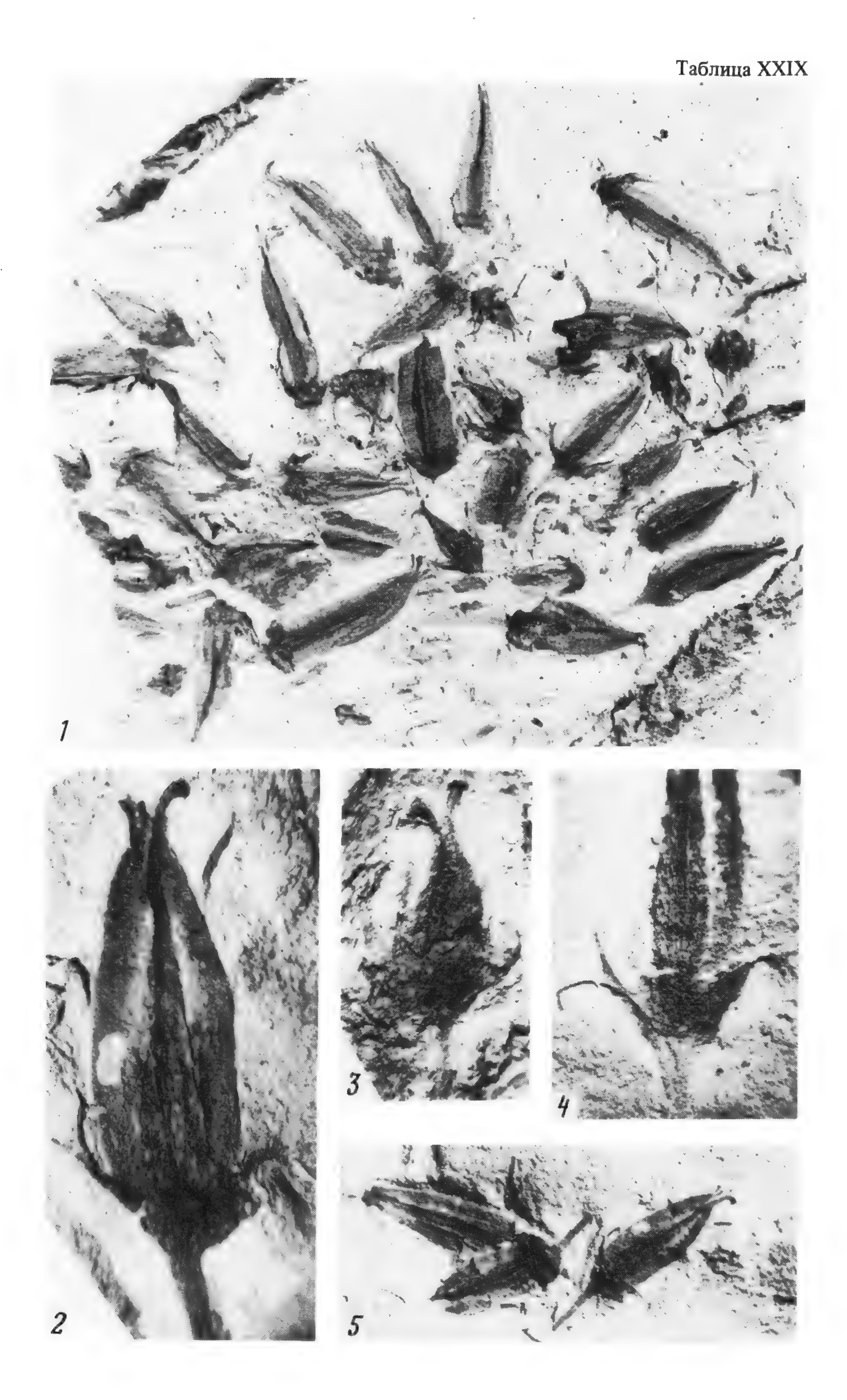
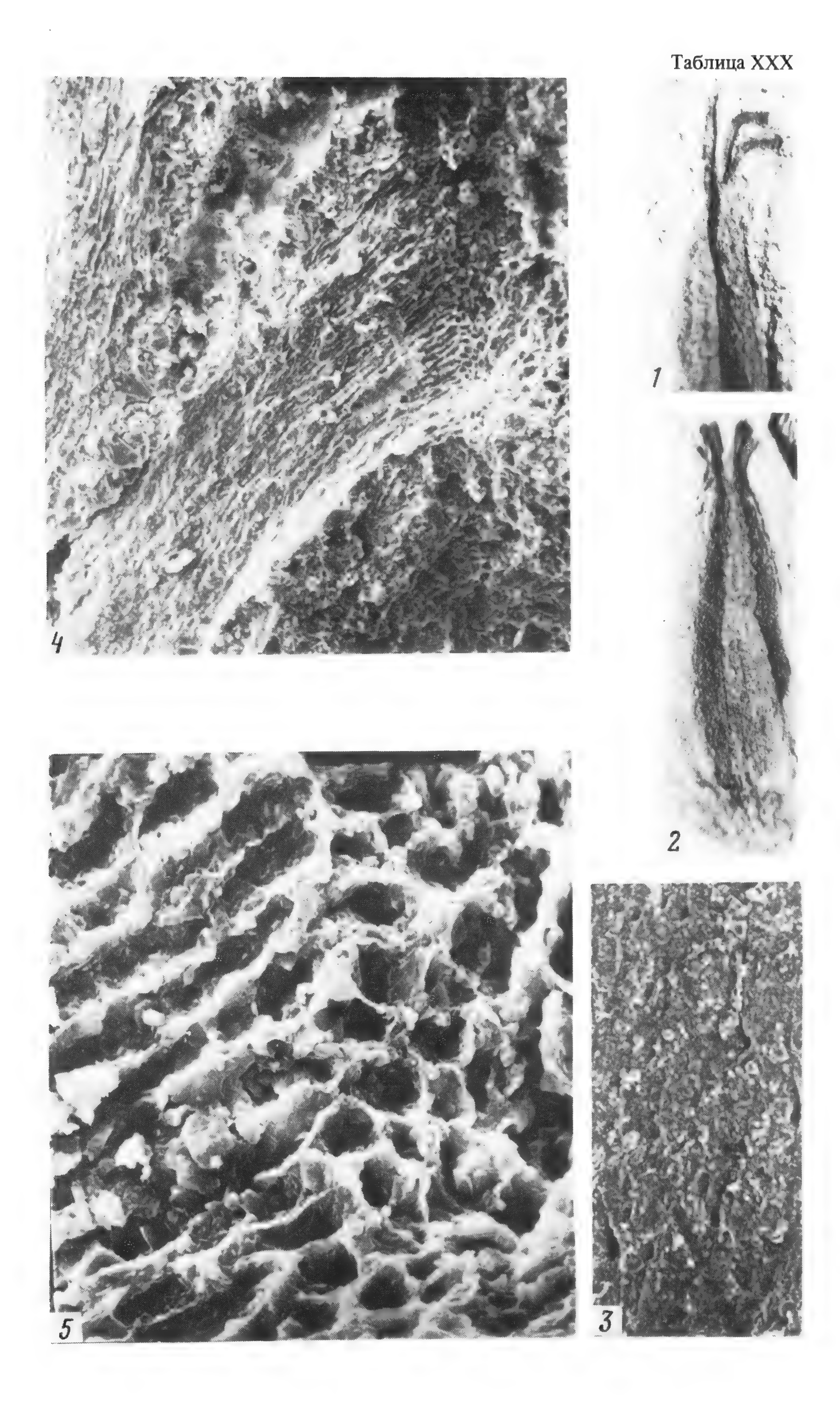

1
2
3
4
5
6
7

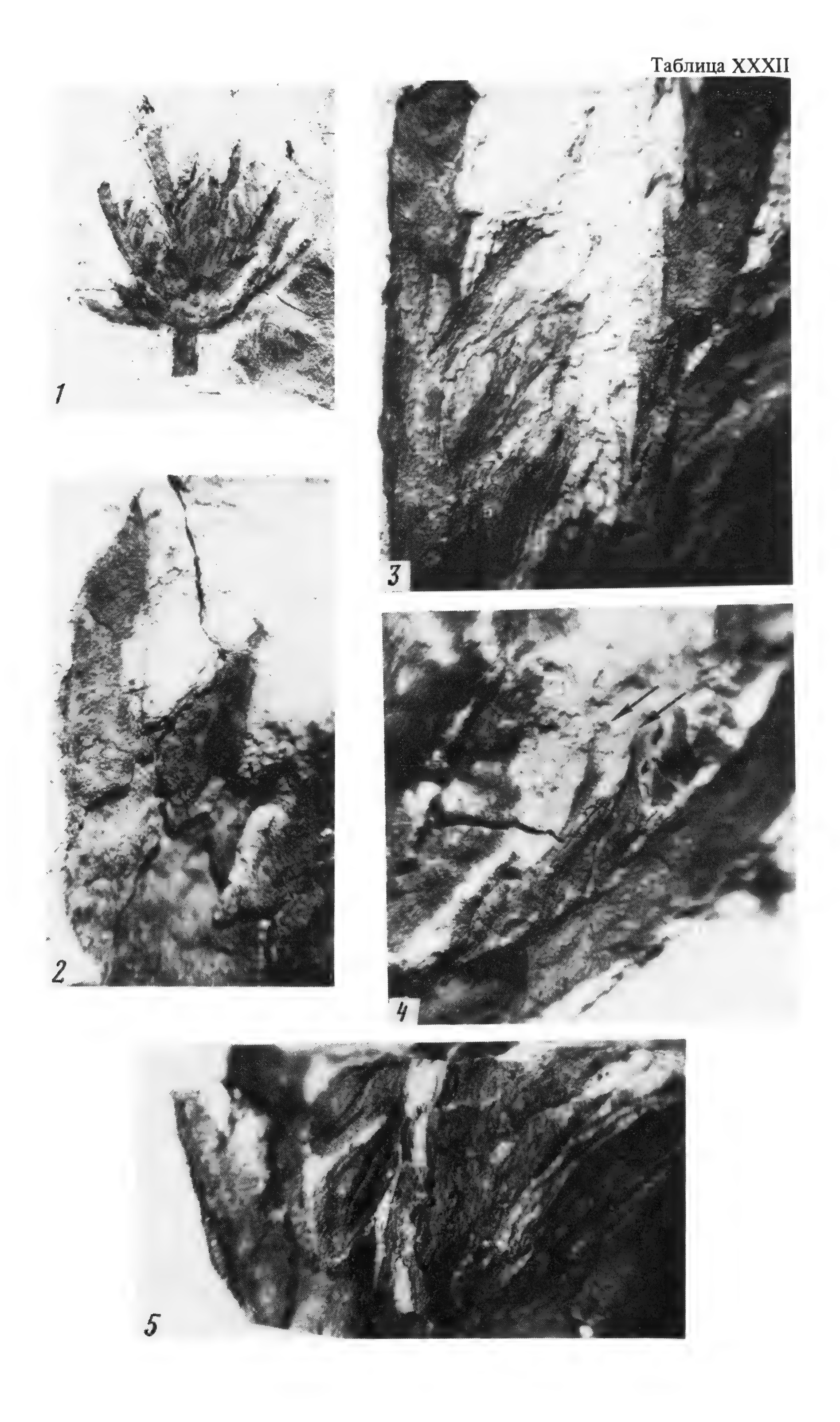
Таблица XXVIII




1
2
3
4
5


1
2
3
4
5


1
2
3
4
5
6


1
2
3
4
5

с проводящими пучками в интегументе и 69 с плейомерными тычинками у 31 семейства сочетается то и другое [Sporne, 1974], то вывод об общем предке с этими признаками правомочен (хотя и не обязательно справедлив) в отношении 31 семейства, а не всех покрытосеменных. Экстраполяция на всю группу в этом и аналогичных случаях основана на предвзятом убеждении в ее монофилетичности, которую еще следует доказать.

Кладистический анализ на первый взгляд открывает возможность объективного обоснования филетического единства группы на основе внутригрупповых и межгрупповых сравнений. Если члены группы порознь ближе членам других групп, чем между собой, то группа полифилетична. Однако акцент на эволюционно уникальные производные признаки сводит свою процедуру к порочному логическому кругу. В сущности, любая группа, имеющая хоть одно общее свойство, не встречающееся в других группах, автоматически зачисляется в монофилетические. У растений к тому же разделение примитивных и производных признаков чрезвычайно затруднено из-за широкого параллелизма и обратимости морфологических тенденций. В такой ситуации кладистический подход едва ли эффективен (см. гл. 3).

Использование биохимических признаков — состава пластид ситовидных элементов или путей биосинтеза вторичных метаболитов — не меняет существа дела, так как они избирательно используются для подтверждения морфологической системы. В частности, выявленное биохимиками глубокое различие между "магнолиевым" и "розидным" блоками [Kubitzki, Gottlieb, 1984a] не нашло отражения в системах морфологов, постоянно ссылающихся на биохимические данные. Наряду с избирательным подходом к таксономической информации концепция монофилии поддерживается такими приемами, как включение в корневой порядок (Magnoliales большинства современных систем) растений с различными, но, по существующим взглядам, примитивными признаками. Такая сборная группа автоматически становится предковой для всех остальных.

НА ПУТИ К ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКОЙ СИСТЕМЕ

Филогения, в сущности, представляет собой совокупность гипотез о гомологии морфологических и молекулярных образований. Исходной посылкой служит сходство, однако априорные представления о преобладании генеалогического сходства над конвергентным, о примитивности наиболее распространенных признаков ("обычное примитивно") или корреляции примитивных признаков между собой не имеют никаких логических преимуществ перед противоположными постулатами (у растений сходство определяется в первую очередь общими тенденциями развития — структурным параллелизмом, а также функциональной конвергенцией и гомеозисом; обычные признаки поддерживаются отбором и, следовательно, наиболее прогрессивны; примитивные признаки сохраняются в сочетании с производными, дающими определенные преимущества, а не с другими примитивными). Системы, полученные сопоставлением ныне живущих форм на основе априорных представлений о природе сходства, можно в лучшем случае считать парафилогенетическими. Проверяемые филогенетические гипотезы вытекают из реальной исторической информации, содержащейся в палеонтологической летописи (в филогенетике растений научное исследование началось с открытия беннетитов и кейтониевых, позволившего выдвинуть проверяемые гипотезы происхождения цветка и карпели). Достоверность филогенетических построений зависит от качества этих гипотез, а не от количества анализируемых признаков. Увеличение числа признаков эффективно лишь в том случае, если родственное сходство преобладает над адаптивным и номогенетическим (т.е. обусловленным общими структурными закономерностями формообразования), в противном случае оно не проявляет, а затушевывает филогенетические связи.

Как показал Н.И. Вавилов [1967], у растений подавляющее большинство признаков подвержено параллельной изменчивости и лишь немногие — радикалы — относительно устойчивы. Выявленные им закономерности должны коренным образом изменить подход к филогенетическим построениям, в которых все еще превалирует суммарное сходство. Так как параллельно варьирующих признаков гораздо больше, то суммарное сходство складывается в основном из них (если, например, расположение апертур пыльцевых зерен выступает в качестве радикала, то привлечение наряду с ним признаков скульптуры — взаимного расположения, частоты, формы и размеров каждого элемента — ведет к тому, что значение радикала совершенно теряется среди десятков плюсов и минусов).

Радикалы выявляются эмпирически как наиболее показательные дифференцирующие признаки в процессе разработки и совершенствования классификации и теоретически как глубокие гомологии, лежащие в основе сходства по группам ваимосвязанных признаков. Например, рецептакулярное или аппендикулярное заложение семяпочки определяет также ее ориентировку (в первом случае чаще ортотропную), развитие интегументов и тип завязи. Это одна из филогенетических гипотез, влияющих на выбор радикалов в классификации. Она может быть подтверждена или отвергнута в ходе дальнейших исследований с соответствующими последствиями для радикала. В качестве радикала могут выступать различия, не ограничивающиеся анализируемым эволюционным уровнем (антофитов), а уходящие в глубь предшествующих (проангиоспермы, голосеменные). Проведенный в предыдущих разделах разбор семофилетических гипотез дает следующие примеры радикалов: листья с кладодромным жилкованием и прилистниками, указывающими на происхождение от гетеробластического побега versus филлодийные с параллелодромным жилкованием; устьица синдетохейльные, с упорядоченным расположением побочных клеток вокруг замыкающих versus гаплохейльные разных типов; интрафлоральные филломы (признак антокормоидной природы цветка) versus выступающая флоральная ось антостробилярного цветка; простой versus сложный андроцей, возникающий из андрокладов различных типов, с простыми или ветвящимися паракладиями; листовидный надсвязник в сочетании с латеральным или адаксиальным положением пыльцевых мешков, производным от различных типов спорангиофоров голосеменных; полярные versus экваториальные апертуры пыльцевых зерен, производные от первичных апертур или гармомегатных образований; рецептакулярное, в частности апикальное, развитие семяпочки versus аппендикулярное, на карпели; ортотропная versus анатропная семяпочка и т.д. Здесь преимущественно указаны признаки, филогенетический смысл которых выявляется при сопоставлении покрытосеменных с проангиоспермами.

Мезозойские проангиоспермы представляли собой многочисленную разветвленную группу растений, существовавших до появления первых цветковых и частично одновременно с ними. В отношении ряда раннемеловых форм, в частности, известных из нижнего неокома, вопрос о принадлежности проангиоспермам или покрытосеменным остается открытым. В группе проангиоспермов встречались сосуды (гнетовые, беннетитовые), кауломные неравно-дихотомически сегментированные листья с сетчатым жилкованием, связанные морфологическими переходами с листьями первых цветковых (Imania—Scorebya—Sujfunophyllum—Proteophyllum), синдетохейльные устьица, антокормоидные (Irania, вероятно, Dirhopalostachys, Leptostrobus) и антостробилоидные (гнетовые, беннетитовые) репродуктивные структуры, периантоидные образования (периконы) из толстых внешних и тонких внутренних брактей, простые и ветвящиеся, пластинчатые и пельтатные спорангиофоры, моносулькатная, трисулькатная, полипликатная, криптопоратная, римулятная пыльца с зернистой и зернисто-столбчатой структурой сэкзины, нектарные железки, производные от синангиев

и семяпочек различного строения, асцидиформные, двустворчатые, ахеноидные купулы, рыльцеподобные органы (Leptostrobus), орто- и анатропные семяпочки, битегмические у Caytonia и некоторых беннетитовых, более мелкие, чем у типичных голосеменных, семена, возможно свидетельствующие о развитии безархегониевых зародышевых мешков (свойственных современным Welwitschia и Gnetum) и эндосперма.

Эта группа, таким образом, содержала необходимый набор признаков — своего рода морфофонд для развития покрытосеменных — и в целом может рассматриваться как широкий фундамент их филогенетической системы. В то же время среди проангиоспермов отчетливо выделяются *гнето-беннетитовая* линия, для которой характерны сосуды, филлодийная редукция листьев, синдетохейльные устьица, антостробилы, нередко моноклинные, брактеатные купулы, ортотропные семяпочки, и *кейтониево-диропалостахиево-лептостробоидная* линия с преобладанием листовых пучков на гетеробластичных укороченных побегах и производных от них сложных листьев, гаплохейльных устьиц, антокормов, аппендикулярных купул и ценокупулятных структур, анатропных семяпочек.

Эти различия прослеживаются и среди покрытосеменных, появляющихся в первой половине мелового периода (см. гл. 4, табл. 2). В частности, одна из древнейших групп Ranunculales — с простыми и сложными листьями, несущими следы исходно дихотомической сегментации (Helleborus), с преимущественно аномоцитными устьицами, с антростробилоидными цветками, нередко имеющими удлиненную флоральную ось, с трикольпатной пыльцой, асцидиформной карпелью [Rohweder, 1967] и вентробазальными анатропными семяпочками — сохранила наибольшее количество признаков кейтониево-диропалостахиевой линии. Асцидиформная часть карпели, по-видимому, соответствует фертильной части купулы Caytonia, пликатная — экзостому с его внутренним продолжением в виде полости, разделенной на желобки, ведущие к семяпочкам (см. гл. 4). У кейтонии обращенность купулы связана с механизмом опылительной капли, по которой мешковые пыльцевые зерна поднимались вверх к семяпочкам. Отмирание этого механизма и формирование рыльца (из клапана экзостома), вероятно, сопровождались выпрямлением купулы, смещением экзостома в апикальное положение и редукцией воздушных мешков, на месте которых могли остаться гармомегатные рубцы, давшие начало экваториальным кольпам. Примечательно сходство альбского ранункулоида Caspiocarpus с Caytonia по форме и внутреннему строению семяпочек (соотношение наружного и внутреннего интегументов, относительно массивный нуцеллус с рудиментарным клювиком). Терминальный пестик Berberidaceae со следами исходно димерного строения мог произойти от пары слившихся субтерминальных купул кейтонии.

В то же время Kingdonia, изолированный род, сближаемый с Ranunculales, по строению односеменной карпели с отогнутым столбиком, развивающейся в семянку, ближе к Dirhopalostachys [Krassilov, 1984]. Листья этого рода с чрезвычайно примитивным жилкованием аналогичны Diplophyllum из сеномана Чехословакии [Knobloch, 1978], в свою очередь восходящим к сагеноптериевому прототипу.

У Paeoniales листья, по-видимому, имеют тот же прототип. На уровне альбской Hyrcantha [Krassilov et al., 1982] отчетливо проявляется близость этой группы к Ranunculales (в последнее время оспариваемая некоторыми систематиками). Возможность эволюционных связей ранункулоидов с Dilleniales и Centrospermae частично подтверждается палинологическими данными [Nowicke, Skvarla, 1979].

Hamamelidales сходны с ранункулоидами по строению карпели и пыльцевых зерен. Сходство с Paeoniales выражается в частичном ветвлении тычиночных следов [Bogle, 1986], форме карпелей и листовидных рыльцах. Glaucidium,

отделяемый А.Л. Тахтаджяном от лютикоцветных в качестве самостоятельного порядка, также близок по морфологии карпелей и крылатых семян. Однако интрафлоральные брактеи гамамелид указывают на антокормоидный прототип цветка, который, скорее всего, может быть найден среди моноклинных антокормов Dirhopalostachyaceae—Irania, у которых встречаются парные, сросшиеся основаниями вентрицидные купулы с отогнутым носиком, содержащие анатропную семяпочку. Морфологические сопоставления свидетельствуют об увеличении числа семяпочек в отдельных эволюционных линиях гамамелид.

Изолированное положение в порядке занимает Platanus, безусловно один из самых древних сохранившихся до наших дней родов, отличающийся своеобразным строением устьичных аппаратов с кольцом узких побочных клеток, тычинками с необособленной нитью и пельтатным связником, ортотропной семяпочкой. Эти признаки указывают на связь с хлорантоидным комплексом (см. ниже).

Нередко рассматриваемые как переходные от гамамелид к Magnoliales, Trochodendron, Tetracentron, Cercidiphyllum и Euptelea сейчас чаще всего выделяют в отдельные порядки [Тахтаджян, 1966], или в два порядка Trochodendrales и Cercidiphyllales [Dahlgren, 1983], или в один порядок Trochodendrales [Endress, 1986a]. Пестичные соцветия Ceridiphyllum состоят из декуссатных "цветков", представляющих собой карпели с поддерживающими брактеями, которые, вероятно, гомологичны интрафлоральным филломам Hamamelidales. В то же время у Trochodendron нет признаков интрафлоральных брактей, флоральная ось несколько выступает между основаниями сросшихся в средней части плодолистиков. Характерная для этого рода дорсивентрицидная карпель иногда встречается среди ранункулоидов, в частности у Glaucidium [Tamura, 1963]. Euptelea также тяготеет к лютикоцветным по строению карпели [Endress, 1986a]. Эти архаичные роды, вероятно, представляют собой ранние ответвления ранункулоидной линии, ее древовидный вариант.

Среди других порядков, включаемых в Hamameli(di)dae [Тахтаджян, 1966; Cronquist, 1981], Urticales близки по строению гинецея, семяпочек и палинологическим признакам, тогда как родство между ними и Myricales—Juglandales с фундаментально отличным заложением карпели и рецептакулярной семяпочкой представляется мне маловероятным. В то же время Saxifragales имеют в принципе гамамелиоидный тип гинецея. Близость гамамелид к Rosidae проявляется и в соответствии ряда других признаков. Стоит отметить, в частности, зачаточный гипантий у Liquidambroidea [Bogle, 1986]. Хронология появления протогамамелид в раннемеловое время и затем практически одновременно Trochodendroides, Liquidambroideae (Steeinhauera), Urticales и Rosales в начале позднемеловой эпохи позволяет рассматривать эти последние как один пучок адаптивной радиации.

Magnoliales или, во всяком случае, группа наиболее архаичных семейств — Degeneriaceae, Himantandraceae, Eupomatiaceae, Austrobaileyaceae — имеют интрафлоральные филломы, но в остальном у них мало общего с гамамелидами, от которых их отличает в первую очередь моносулькатная (изредка дисулькатная) пыльца. Листья с крупными прилистниками, скорее всего, ведут начало от листовых пучков на брахибластах. Репродуктивная сфера, развивавшаяся под влиянием кантарофилии, по-видимому, сохранила мало прототипических признаков. Тем не менее тычинка Austrobaileya, если считать ее уплощенность производной, соответствует овулифору Czekanowskiales с выступающим чешуйчатым надсвязником и адаксиальным пыльником. Псевдомономерный паракарпный пестик с низбегающими рыльцевыми гребнями и субмаргинальными анатропными семяпочками находит свой наиболее вероятный прототип в капсуле Leptostrobus с теми же признаками. Промежуточным звеном могла быть среднемеловая Prisca [Retallack, Dilcher, 1981c], пестичные колоски которой очень похожи на Leptostrobus, а

эллипсоидные, несколько уплощенные "карпели" практически не отличаются от купул с аналогичным расположением семяпочек. Недостаток сведений о семяпочках и пыльце чекановскиевых затрудняет проверку этой гипотезы.

Семейство Illiciaceae, относимое к Magnoliales или выделяемое в особый порядок, отличается гомеохламидными цветками, тычинками с невыступающим связником, трикольпатной пыльцой, циклическим расположением латерально сжатых карпелей вокруг рудиментарной флоральной оси (признаки антостробилоидного цветка) и гораздо ближе ранункулоидной линии, как и несомненно родственное семейство Schizandraceae.

Сближение Magnoliales с такими порядками, как Piperales, Nymphaeales, Nelumbonales, основано на признаках, связанных с кантарофилией, и, по-видимому, не имеет филогенетического значения.

Гнето-беннетитовая линия представлена среди ранних антофитов мирикоидными и пипероидными формами, а также однодольными. Их объединяет главным образом однотипное развитие гинецея, тогда как строение пыльцевых зерен может быть как первично трехапертурным, так и одноапертурным, указывая на происхождение от разных гнетоидных предков. Достоверные остатки Myricales и Juglandales известны, начиная с сеномана, но гораздо более ранние, неоком-аптские мирикоидные листья Celastrinites (Dicotylophyllum) pusillum [Вахрамеев, Котова, 1977] и плоды Gurvanella с признаками Juglandaceae [Krassilov, 1982b] позволяют рассматривать эту группу как одну из исходных. В сеномане протомирикоидная линия, по-видимому, дала начало Myricaceae, Juglandaceae, Rhoipteleaceae и "Normopollianthea" как пучку сестринских форм, из которых три первые сохранили относительно архаичное строение, тогда как последняя, по существующим представлениям, дала начало Fagales.

Myrica дает типичный пример развития семяпочки из флорального апекса. Одногнездный ди(три-тетра)карпеллятный гинецей формируется как купула (внешний интегумент) гнетовых. Папиллозные на верхушке лопасти последней смыкаются, оставляя щелевидный экзостом, тогда как у восковницы и ореха они отгибаются в виде двураздельного рыльца. Пестичный цветок Myrica, соединенный с поддерживающей брактеей, имеет две латеральные брактеоли, как у вельвичии, где они участвуют в образовании крыльев диаспоры.

Гнетоидные признаки проявляются также в строении сосудов — сочетании лестничных и простых перфорационных пластинок, — тычиночных органов и оболочек пыльцевых зерен. Пыльцевой цветок Myrica представляет собой короткий стробил из нескольких спорангиофоров с брактеолями у основания, сросшийся с поддерживающей брактеей, и, по-видимому, гомологичен пыльцевому органу Dinophyton (см. гл. 3). Наблюдается попарное срастание тычиночных нитей. Инфратектум пыльцевых зерен зернисто-столбчатый с короткими толстыми столбиками [Zavada, Dilcher, 1986], эндэкзина не развита. У Juglandaceae инфратектум зернистый, эндэкзина тонкая, не утолщающаяся в области апертур. Такое строение эндэкзины характерно для однодольных [Zavada, 1983].

Для Piperales характерны сосуды с лестничными, имеющими большое число перекладин, и простыми перфорационными пластинками, декуссатное расположение листьев и репродуктивных органов, ортотропные семяпочки. У Peperomia карпель развивается из кольцевого примордия, опоясывающего флоральный апекс, который дает начало семяпочке [Tucker, 1986]. Рассеянные проводящие пучки, тетраспорические многоядерные зародышевые мешки, редукция одной семядоли указывают на родство не только с однодольными, возможной сестринской группой, но и с гнетовыми (в частности, у вельвичии разновеликие семядоли).

Nymphaeales близки по анатомии стебля, морфологии листьев (пельтатных, как у Peperomia) и строению пыльцы. Экваториальный гармомегат и кольцевая борозда оперкулума на одном из полушарий точно соответствуют поясу и римуле

Classopollis, пыльцы вымерших гнетовых (гирмерелловых). Развитие рыльцевого диска вокруг флорального апекса [Cronquist, 1981] интересно с точки зрения описанных в предыдущем разделе модификаций второго флорального узла (в частности, у Eoantha). Barclaya и Ceratophyllum имеют ортотропные семяпочки, тогда как медианная плацентация у Brasenia, вероятно, указывает на псевдомономерную природу карпели [Ito, 1986].

Семейство Nymphaeaceae может оказаться сборным, как и нередко сближаемое с Piperales семейство Chloranthaceae, сохранившее роды с признаками первых цветковых. Оно не укладывается в рамки существующих порядков и, по-видимому, должно быть выделено в самостоятельный порядок Chloranthales [Dahlgren, 1983], включающий две родовые группы — Ascarina—Hedyosmum и Sarcandra—Chloranthus, различающиеся по жизненной форме, узловой анатомии, характеру опыления и строению цветков, у Hedyosmum сохранивших стробилоидные черты [Leroy, 1983]. Первая группа, по-видимому, сохранилась на эволюционном уровне раннемеловых цветковых с диклинными цветками и сухим рыльцем, вторая содержит гомоксильные формы, но по строению репродуктивной сферы специализирована в направлении кантарофилии, чем и объясняется сходство с Magnoliales [Endress, 1987]. Трехтычиночные синандрии с разным числом пыльцевых мешков на центральной и боковых тычинках могут рассматриваться как гнетоидная черта, так как срастание спорангофоров и редукция спорангиев характерны для Ephedra и Gnetum.

Листья типа Alismaphyllum и пыльца Liliacidites из нижнемеловых отложений свидетельствуют о вхождении ализматоидных однодольных в первичный пучок антофитов. Их цветочные органы едва ли отличимы от "Ranunculanthea" — по-видимому, наиболее близкой группы двудольных. Что же касается граминоидных однодольных, то они появились позднее (в процессе продолжающейся ангиоспермизации) и тяготеют к гнето-беннетитовой линии. Гнетоидный тип развития ди-три(тетра)карпеллятного гинецея и апикальная семяпочка сохранились у Cyperales и Graminaeae. Характерная для первой группы трансформация околоцветных органов в волоски наблюдается у проангиоспермов Baisia, повидимому производных от беннетитов с сокращенным до одной числом семяпочек и несколькими межсеменными чешуями, сросшимися в купулу. Сходство Baisia с семянками Cyperaceae отчасти, вероятно, конвергентное, и в то же время оно указывает на принципиальную возможность преобразования предцветка беннетитов в цветок однодольных.

Беннетитов сближают с однодольными и такие специфические признаки, как сосуды в листьях (также у пальм), тенденция к филлодийной редукции листьев, латероцитные устьица. Тетрацитные устьица в равной мере свойственны однодольным и гнетовым. Параллелодромные листья вельвичии, нарастающие основаниями, могут быть соотнесены с граминоидным типом. Определенное сходство наблюдается и в строении пыльцевых зерен у злаков с римулятной поровой апертурой, может быть производной от мезозойских римулятных форм с дистальной криптопорой (Classopollis). Много общих черт обнаруживается и в строении проростковых органов, включая колеоризу и семядольную трубку. Сравнение с гнетовыми может пролить свет на природу проростковых органов злаков, до сих пор вызывающую много споров. В частности, интерпретация гаусториального органа — щитка — как семядоли или ее части не согласуется с топологией других органов, положением, которое занимает относительно него колеоптиль (независимо от трактовки последнего как части семядоли или первого листа). Более естественным представляется сопоставление с гаусториальным выростом гипокотиля (feeder) Gnetum и Welwitschia.

Основные выводы этого раздела сводятся к тому, что с открытием многочисленных проангиоспермов, сократившим разрыв между голосеменными и покрытосеменными, появилась реальная возможность создания филогенетической

системы путем анализа морфофонда проангиоспермов и их сопоставления с ранними антофитами.

Эволюционные линии, вовлеченные в процесс ангиоспермизации, — кейтониевые, диропалостахиевые, чекановскиевые (лептостробовые), беннетиты, разнообразные гнетоидные формы — образуют как бы широкий филогенетический фундамент класса антофитов.

В то же время такие радикалы, как антокормоидное или антостробилоидное строение репродуктивных систем (в частности, интрафлоральные филломы), морфология купулы (карпели), ее апикальное или латеральное положение на флоральной оси, аппендикулярное или рецептакулярное заложение семяпочки, строение пыльцевых апертур, позволяют выделить среди проангиоспермов и ранних антофитов две основные эволюционные линии — цикадеоидную (кейтониевые, диропалостахиевые, лептостробовые — потомки Cycadidae) и беннетито-гнетоидную. Среди ранних антофитов к первой относятся проторанункулиды, протогамамелиды и, возможно, протоализматиды, ко второй — протомирикоиды, протохлорантоиды и граминоидные однодольные. Второй раунд макроэволюции на рубеже альба и сеномана дал несколько пучков форм, отходящих от проторанункулид (Ranunculales, Paeoniales, Trochodendrales), протогамамелид (Hamamelidales, Rosales, Saxifragales, возможно, Urticales), протомирикоидов (Myricales, Juglandales, "Normapollianthea" — предки Fagales). Хлорантоидная группа, возможно, дала начало Laurales, Piperales, Nelumbonales, Nymphaeles, тогда как кантарофильные древесные формы нескольких линий составили Magnoliales.

Признаки, традиционно используемые в макросистематике антофитов, обнаруживают обратимое циклическое развитие и, в сущности, не имеют филогенетического значения (в частности, степень слияния частей цветка оказалась весьма высокой уже у Asterocelastrus и других сеноманских форм).

Различаемые на уровне подклассов Magnoliidae, Hamameli(di)dae и Liliidae (примерно соответствующие многоплодниковым, сережкоцветным и однодольным в системах конца XIX — начала XX в.; см.: [Гроссгейм, 1966]) содержат формы, негомологичные по структуре основных органов, тяготеющие к различным линиям проангиоспермов. По-видимому, есть основания для переоценки полузабытой полифилетической системы Н.И. Кузнецова [1936], наиболее привлекательное положение которой заключается в независимом развитии мирикоидной, пипероидной и магнолиоидной линий [см. также: Анели, 1962; Сенянинова-Корчагина, 1968]. В то же время предлагаемая филогенетическая схема (рис. 68) частично согласуется с построениями Р. Веттштейна [Wettstein, 1935], отделившего Piperales от многоплодниковых — как порядок, близкий Myricales и Juglandales, Л. Анберже [Emberger, 1960], в системе которого перечноцветные группируются с однодольными, Р. Торна [Thorne, 1973], исключившего Myricales и Juglandales из Hamamelidae, Р. Дальгрена [Dahlgren, 1983], выделяющего Chloranthales в качестве самостоятельного порядка, Дж. Хатчинсона [Hutchinson, 1959], разделяющего магнолиоидную и ранункулоидную ветви. Примечательно значительное сходство с системой Н.А. Буша [1959].

Палеоботанические данные подтверждают естественность основных порядков цветковых, обособившихся уже в меловом периоде. Во многих случаях представление о морфологической примитивности группы совпадает с ее ранним появлением в летописи. Однако "исходные" порядки систем Бесси—Галлира и Энглера—Веттштейна — низшие "многоплодниковые" и низшие "сережкоцветные" — имеют близкий геологический возраст и теснее связаны с различными линиями проангиоспермов, чем между собой. Среди однодольных ализматиды ближе к ранункулидам, чем к граминоидной группе, уходящей корнями в гнетобеннетитовый комплекс. Представление о едином архетипе ("предке") цветковых внушает все большие сомнения, а вместе с ним расшатывается кодекс прими-

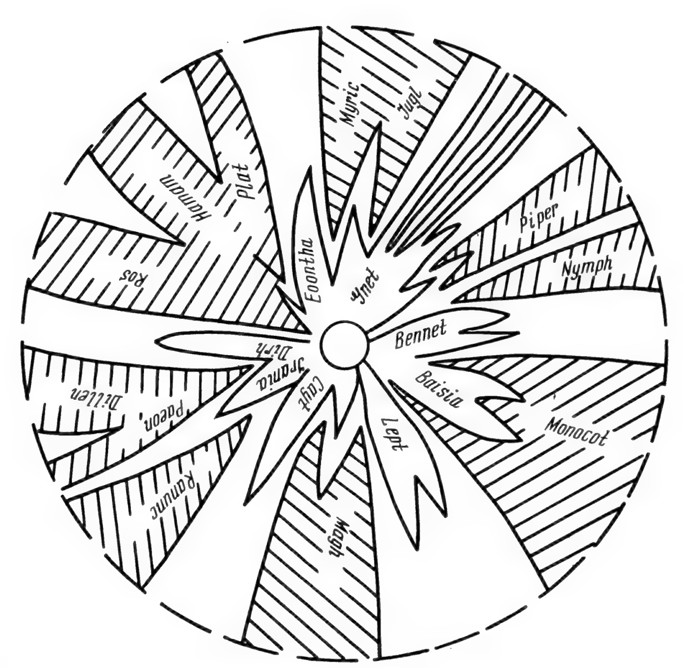


Рис. 68. Схема филогенетических взаимоотношений между проангиосперами и покрытосеменными

тивных—прогрессивных признаков. Вместе с тем преобладающим модусом морфологических преобразований на переходе от голосеменных к цветковым была конденсация. В результате рано проявилось слияние органов, тогда как свободные цветочные органы — результат вторичного разрастания цветоложа. Это одна из филогенетических гипотез, находящих опору в палеонтологической летописи и способных повлиять на структуру классификационной системы.

Открытие многочисленных ископаемых форм, заполняющих брешь между голосеменными и покрытосеменными, имеет решающее значение при определении ранга этих групп и ведет к пересмотру привычных представлений о возникновении таксона как единичном случайном событии. Я попытался противопоставить этим представлениям целостной подход к проблеме, учитывающий в качестве решающих факторов, во-первых, существование накопленного в течение всей истории семенных растений морфофонда ангиоспермоидных признаков, возникших в различных эволюционных линиях, и, во-вторых, некогерентную эволюцию, связанную с нестабильностью земной коры и частыми экологическими кризисами мелового периода. Формообразовательные процессы охватили множество популяций проангиоспермов, развивались на обширных территориях, переплетались каузальными связями с развитием новых групп животных и в конечном счете вошли составной частью в общую реконструкцию биосферы на переходе от мезозоя к кайнозою.

ЛИТЕРАТУРА

Агабабян В.Ш. Пыльца примитивных покрытосеменных. Ереван: Изд-во АН АрмССР, 1973. 229 с.

Анели Н.А. Анатомия проводящей системы побега и систематика растений: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Тбилиси, 1962. 40 с.

Баранова М.А. Классификация морфологических типов устьиц // Ботан. журн. 1985. Т. 70, N 12. С. 1585—1594.

Баранова М.А. Сравнительно-стоматографическое исследование сем. Chloranthaceae // Проблемы палеоботаники. Л.: Наука, 1986. С. 12—18.

Баранова М.А. О стефаноцитном типе устьичного аппарата у цветковых // Ботан. журн. 1987. Т. 72, N 1. С. 59—62.

Благовещенский А.В. Белки семян и филогения Angiospermae // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1975. Т. 80, вып. 4. С. 87—92.

Бугдаева Е.В. Новый род по листьям из меловых отложений Восточного Забайкалья // Палеоботаника и фитостратиграфия Востока СССР. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1983. С. 44—47.

Буданцев Л.Ю. История арктической флоры эпохи раннего кайнофита. Л.: Наука, 1983. 152 с.

Буданцев Л.Ю., Мохов Е.Р. Морфологическая изменчивость листьев и таксономия рода Trochodendroides в раннеэоценовой флоре Западной Камчатки // Проблемы палеоботаники. Л.: Наука, 1986. С. 19—26.

Бураго В.И. Элементы мезозойской флоры в позднепермской флоре Южного Приморья // Палеоботаника на Дальнем Востоке. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1977. С. 45—51.

Буш Н.А. Систематика высших растений. 3-е изд. М.: Учпедгиз, 1959. 536 с.

Вавилов Н.И. Линнеевский вид как система // Н.И. Вавилов. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости. Линнеевский вид как система. Л.: Наука, 1967. С. 60—84.

Васильев В.Н. Новый род семейства Trapaceae // Палеонтол. журн. 1967. N 2. С. 107—112.

Вахрамеев В.А. Стратиграфия и ископаемая флора меловых отложений Западного Казахстана. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1952. 340 с. (Региональная стратиграфия; Т. 1).

Вахрамеев В.А. Юрские и раннемеловые флоры // В.А. Вахрамеев, И.А. Добрускина, Е.Д. Заклинская, С.В. Мейен. Палеозойские и мезозойские флоры Евразии и фитогеография этого времени. М.: Наука, 1970. С. 213—281.

Вахрамеев В.А., Котова И.З. Древние покрытосеменные и сопутствующие им растения из нижнемеловых отложений Забайкалья // Палеонтол. журн. 1977. N 4. С. 101—109.

Вахрамеев В.А., Красилов В.А. Репродуктивные органы цветковых из альба Казахстана // Там же. 1979. N 1. С. 121—128.

Вознесенская Е.В., Гамалей Ю.В. Ультраструктурная характеристика листьев с кранц-анатомией // Ботан. журн. 1986. Т. 71, N 10. С. 1291—1307.

Георгиев Г.Н. Морфогенетични и цитоембриологични преучвания върху Taxus baccata L. 1. Развитие на мъжките генеративни органи // Год. Софийск. ун-т. Бот. фак. 1981—1982. С., 1985. Т. 75, N 2. С. 21—30.

Герасимова-Навашина Е.Н. Двойное оплодотворение покрытосеменных и некоторые его теоретические аспекты // Материалы Всесоюз. симпоз. по эмбриологии растений. Киев: Наук. думка, 1968. С. 44—49.

Герасимова-Навашина Е.Н. Некоторые данные об обусловленности строения зародышей покрытосеменных растений // Ботан. журн. 1972. Т. 57, N 4. С. 441—457.

Голенкин М.И. Победители в борьбе за существование. М.: Изд-во МГУ, 1927. 101 с.

Гроссгейм М.А. Обзор новейших систем цветковых растений. Тбилиси: Мецниереба, 1966. 198 с.

Добрускина И.А. Род Scytophyllum // Птеридоспермы верхнего палеозоя и мезозоя. М.: Наука, 1969. С. 35—58.

Долуденко М.П., Костина Е.И. Новый род хвойных Kantia из юры Таджикистана // Палеонтол. журн. 1986. N 1. С. 105—112.

Жерихин В.В. Развитие и смена меловых и кайнозойских фаунистических комплексов. М.: Наука, 1978. 198 с.

Ильина Г.М. Эмбриология семейства Aizoaceae s. lat. в связи с его систематикой: (Литературный обзор) // Вестн. МГУ. Сер. 16, Биология. 1984. N 2. С. 52—59.

Калугина Н.С. Эвтрофирование как одна из возможных причин перестройки водных биоценозов в конце мезозоя // Антропогенное эвтрофирование водоемов. Черноголовка, 1974. С. 137—139.

Киричкова А.И., Буданцев Л.Ю. Новая находка нижнемеловой флоры с покрытосеменными в Якутии // Ботан. журн. 1967. Т. 52, N 7. С. 937—943.

Комар Г.А. О природе нижней завязи // Там же. 1972. Т. 57, N 4. С. 595—604.

Красилов В.А. Новые находки покрытосемен-

ных растений в нижнемеловых отложениях Приморья и их значение для стратиграфии // Докл. АН СССР. 1965. Т. 160, N 6. С. 1381—1384.

Красилов В.А. Раннемеловая флора Южного Приморья и ее значение для стратиграфии. М.: Наука, 1967. 264 с.

Красилов В.А. Новая группа мезозойских голосеменных — Czekanowskiales // Докл. АН СССР. 1968а. Т. 178, N 4. С. 942—945.

Красилов В.А. О классификации устьичных аппаратов // Палеонтол. журн. 1968б. N 1. С. 102—109.

Красилов В.А. Филогения и систематика // Проблемы филогении и систематики. Владивосток: ДВ филиал СО АН СССР, 1969. С. 12—30.

Красилов В.А. К вопросу о происхождении и гомологии репродуктивных органов цветковых растений // Журн. общ. биол. 1970. Т. 31, N 6. С. 679—689.

Красилов В.А. Эволюция и систематика хвойных: (Критический обзор) // Палеонтол. журн. 1971. N 1. С. 7—20.

Красилов В.А. Мезозойская флора реки Буреи. М.: Наука, 1972а. 152 с.

Красилов В.А. Палеоэкология наземных растений. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1972б. 208 с.

Красилов В.А. Предки покрытосеменных // Проблемы эволюции. Новосибирск: Наука, 1975. Т. 4. С. 76—106.

Красилов В.А. Цагаянская флора Амурской области. М.: Наука, 1976. 92 с.

Красилов В.А. Меловая флора Сахалина. М.: Наука, 1979. 182 с.

Красилов В.А. Меловой период. Эволюция земной коры и биосферы. М.: Наука, 1985. 240 с.

Красилов В.А. Нерешенные проблемы теории эволюции. Владивосток: ДВО АН СССР, 1986. 130 с.

Красилов В.А., Блохина Н.И., Маркевич В.С., Серова М.Я. Мел—палеоген Малой Курильской гряды. Владивосток: ДВО АН СССР, 1987.

Красилов В.А., Мартинсон Г.Г. Плоды из верхнемеловых отложений Монголии // Палеонтол. журн. 1982. N 1. С. 113—121.

Красилов В.А., Расницын А.П. Уникальная находка: пыльца в кишечнике раннемеловых пилильщиков // Там же. 1982. N 2. С. 83—96.

Криштофович А.Н. Открытие древнейших двудольных покрытосеменных и эквивалентов потомакских слоев на Сучане в Уссурийском крае // Изв. Геол. ком. 1929. Т. 48, N 9. С. 113—124.

Криштофович А.Н. Ископаемые флоры Пенжинской губы, оз. Тастах и хребта Рарыткин // Тр. Ботан. ин-та АН СССР. Сер. 8, Палеоботаника. 1958. Вып. 3. С. 73—121.

Криштофович А.Н., Байковская Т.Н. Меловая флора Сахалина. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1960. 123 с.

Криштофович А.Н., Байковская Т.Н. Верхнемеловая флора Цагаяна в Амурской области // Криштофович А.Н. Избр. тр. М.; Л.: Наука, 1966. Т. 3. С. 134—320.

Криштофович А.Н., Принада В.Д. О верхнетриасовой флоре Армении // Тр. Всесоюз. геол.-развед. об-ния. 1933. Вып. 336. С. 1—26.

Кузнецов Н.И. Введение в систематику цветковых растений: 2-е изд. Л.: Изд-во АН СССР, 1936. 456 с.

Куприянова Л.А. Об эволюционных уровнях в морфологии пыльцы и спор // Ботан. журн. 1969. Т. 54, N 10. С. 1502—1512.

Куприянова Л.А. Морфология пыльцы рода Nymphaea Европейской части СССР // Там же. 1976. Т. 61, N 11. С. 1558—1563.

Ляшенко Н.И. Данные сравнительной морфологии вегетативных органов некоторых покрытосеменных, Cycadales и Gnetales // IV совещ. по филогении растений. М.: Изд-во МГУ, 1975. Т. 1. С. 25—27.

Мейен С.В. Органы размножения голосеменных и их эволюция // Журн. общ. биологии. 1982. Т. 43, N 3. С. 303—323.

Мейер Н.Р. Вероятные направления эволюции спородермы голосеменных и некоторых покрытосеменных // Систематика и эволюция высших растений. Л.: Наука, 1980. С. 86—92.

Муратова Е.Н. О половых хромосомах голосеменных растений // Успехи соврем. биологии. 1986. Т. 102, вып. 2(5). С. 307—313.

Найдин Д.П., Похиалайнен В.П., Кац Ю.И., Красилов В.А. Меловой период. Палеогеография и палеоокеанология. М.: Наука, 1986. 262 с.

Нейбург М.Ф. Новые представители нижнепермской флоры Ангариды // Докл. АН СССР. 1955. Т. 102, N 3. С. 613—616.

Нейбург М.Ф. Семейство Vojnovskyaceae Neuburg // Основы палеонтологии: Голосеменные и покрытосеменные. М.: Гостехиздат, 1963. С. 301.

Орел Л.И., Куприянова Л.А., Голубева Е.А. Ультраструктура ацетолизоустойчивых оболочек тапетальных клеток и пыльцевых зерен Gnetum africanum (Gnetaceae) // Ботан. журн. 1987. Т. 71, N 6. С. 750—759.

Первухина Н.В. Околоцветник Thea sinensis L. и его происхождение // Морфология цветка и репродуктивный процесс у покрытосеменных растений. М.: Наука, 1965. С. 47—62.

Попова И.С. Морфологические типы пыльцевых зерен у тетраплоидных форм озимой ржи // Изв. СО АН СССР. Сер. биол. наук. 1971. Вып. 3, N 15. С. 62—64.

Принада В.Д. Мезозойская флора Восточной Сибири и Забайкалья. М.: Госгеолтехиздат, 1962. 318 с.

Радченко Г.П. Yavorskia Radczenko, 1936 // Основы палеонтологии: Голосеменные и покрытосеменные. М.: Гостехиздат, 1963. С. 126.

Расницын А.П. Происхождение и эволюция низших перепончатокрылых. М.: Наука, 1969. 185 с.

Раутиан А.С. Решение проблемы монофилии и полифилии в происхождении нового уровня организации // Современные проблемы филогении растений. М.: МОИП, 1986. С. 22—23.

Самылина В.А. Покрытосеменные из нижнего мела бассейна Колымы // Ботан. журн. 1960. Т. 45, N 3. С. 335—352.

Сенянинова-Корчагина М.В. О кодексе примитивности и специализации в филогенетической системе // Журн. общ. биологии. 1968. Т. 29, N 5. С. 574—586.

Серебрякова Т.И. О некоторых модусах мор-

фологической эволюции цветковых растений // Там же. 1983. Т. 44, N 5. С. 579—593.

Станиславский Ф.А. Среднекейперская флора Донецкого бассейна. Киев: Наук. думка, 1976. 168 с.

Сурова Т.Д., Квавадзе Э.В. Ультраструктура спородермы некоторых голосеменных (Metasequoia, Cunninghamia, Sciadopitys) // Ботан. журн. 1988. Т. 73, N 1. С. 34—44.

Сухов С.В. Семена позднепалеозойских растений Средней Сибири. Л.: Наука, 1969. 264 с.

Тахтаджян А.Л. Система и филогения цветковых растений. М.; Л.: Наука, 1966. 611 с.

Тахтаджян А.Л. Происхождение и расселение цветковых растений. Л.: Наука, 1970. 145 с.

Терехин Э.С. Особенности строения и эволюции зародышей некоторых однодольных растений // I Всесоюз. конф. по анатомии растений. Л., 1984. С. 153—154.

Тимонин А.К. Об эволюции аномального вторичного утолщения центросеменных // Журн. общ. биологии. 1988. Т. 49, N 2. С. 185—201.

Тихомиров В.Н. Об отражении некоторых особенностей эволюции покрытосеменных в филогенетической системе // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1972. Т. 77, вып. 3. С. 73—87.

Тихомиров В.Н. Гипноз цветка в проблеме происхождения покрытосеменных растений // Современные проблемы филогении растений. М.: МОИП, 1986. С. 31—33.

Хлонова А.Ф. Споры и пыльца верхней половины верхнего мела восточной части Западно-Сибирской низменности. Новосибирск: СО АН СССР, 1961. 138 с.

Хлонова А.Ф. Палинология меловых отложений Сибири и Дальнего Востока. Новосибирск: Наука, 1974. 166 с.

Хлонова А.Ф., Сурова Т.Д. Сравнительные исследования ультраструктуры оболочки пыльцы Clavatipollenite incisus и двух видов Ascarina (Chloranthaceae) // Ботан. журн. 1988. Т. 73, N 3. С. 305—313.

Хохряков А.П. Некоторые закономерности эволюции гаметофитов и зародышей в связи с эволюцией семян и проростков однодольных // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1971. Т. 76, вып. 4. С. 62—73.

Хохряков А.П. Соматическая эволюция однодольных. М.: Наука, 1975а. 196 с.

Хохряков А.П. Закономерности эволюции растений. Новосибирск: Наука, 1975б. 200 с.

Цвелев Н.Н. О происхождении и основных направлениях эволюции злаков (Poaceae) // Проблемы эволюции. Новосибирск: Наука, 1975.

Цвелев Н.Н. О первичной жизненной форме покрытосеменных растений // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1977. Т. 82, вып. 1. С. 79—88.

Чупов В.С. Некоторые особенности эволюции тычинки и листочков околоцветника покрытосеменных // Ботан. журн. 1986. Т. 71, N 3. С. 323—332.

Шаталкин А.И. Концепции монофилии в систематике // Журн. общ. биологии. 1986. Т. 47, N 5. С. 579—591.

Шилин П.В. Позднемеловые флоры Казахстана. Алма-Ата: Наука, 1986. 136 с.

Шилин П.В., Романова Э.В. Сенонские флоры Казахстана. Алма-Ата; Наука, 1978. 176 с.

Шоо Р. Основные черты эволюции эмбриофитов // Ботан. журн. 1968. Т. 53, N 3. С. 289—300.

Эзау К. Анатомия семенных растений. М.: Мир, 1980. Т. 1/2. 558 с.

Яковлев М.С. Основные типы эмбрионального развития высших растений // Эмбриология покрытосеменных растений. Кишинев. Штиинца, 1973. С. 16—26.

Яценко-Хмелевский А.А., Шилкина И.А. Новые находки и обзор рода Sahnioxylon // Палеонтол. журн. 1964. N 3. С. 109—110.

Allen G.S. The embryogeny of Pseudotsuga taxifolia (Lamb.) Britt. // Amer. J. Bot. 1943. Vol. 30. P. 655—661.

Alvin K.L. Cheirolepidiaceae: biology, structure and paleoecology // Rev. Palaeobot. and Palynol. 1982. Vol. 37. P. 71—98.

Alvin K.L., Spicer R.A., Watson J.A. Classopollis—containing male cone associated with Pseudofrenelopsis // Palaeontology. 1978. Vol. 21, pt 4. P. 96—98.

Anderson J.M., Anderson H.M. Palaeoflora of Southern Africa. Molteno Formation (Triassic). Rotterdam: Balkema, 1983. Vol. 1. 227 p.

Anderson J.M., Anderson H.M. Palaeoflora of Southern Africa. Rotterdam: Balkema, 1985. 423 p.

Arber A. The phyllode theory of monocotyledonous leaf, with special reference to anatomical evidence // Ann. Bot. (Gr. Brit.). 1918. Vol. 32. P. 465—501.

Arber A. Monocotyledons, a morphologycal study. Cambridge: Univ. press, 1925. 258 p.

Arber A. The natural philosophy of plant form. Cambridge: Univ. press, 1950. 247 p.

Arber E.A.N., Parkin J. On the origin of angiosperms // Bot. J. Linn. Soc. 1907. Vol. 38. P. 29—44.

Archangelsky S. Fossil Ginkgoales from the Tico flora, Santa Cruz Province, Argentina // Bull. Brit. Mus. (Natur. Hist.) Geology. 1965. Vol. 10, N 5. P. 121—137.

Archangelsky S. On the genus Tomaxellia (Coniferae) from the Lower Cretaceous of Patagonia and its male and female cones // Bot. J. Linn. Soc. 1968a. Vol. 61, N 384. P. 153—165.

Archangelsky S. Studies on Triassic fossil plants from Argentina. 4. The leaf genus Dicroidium and its possible relation to Rhexoxylon stems // Palaeontology. 1968b. Vol. 11, N 4. P. 500—512.

Archangelsky S., Cuneo R. Ferugliocladaceae, a new conifer family from the Permian of Gondwana // Rev. Palaeobot. and Palynol. 1987. Vol. 51, N 1/3. P. 3—30.

Arnold C. Classification of gymnosperms from the viewpoint of paleobotany // Bot. Gaz. 1948. Vol. 110, N 1. P. 1—12.

Arnott H. Anastomoses in the venation of Ginkgo biloba // Amer. J. Bot. 1959. Vol. 46. P. 405—411.

Asama K. Evolution of the leaf forms through the ages explained by the successive retardation and neoteny // Sci. Rep. Tohoku Univ. Ser. 2. 1960. Spec. vol., N 4. P. 252—280.

Asama K. Evolution of Shansi flora and origin of simple leaf // Ibid. 1962. Spec. vol., N 5. P. 247—273.

Asama K. Gigantopteris flora in southeast Asia and its phytogeographic significance // Geology

and Palaeontology of Southeastern Asia. Tokyo: Univ. press, 1976. P. 191—207.

Ash S.R. Dinophyton, a problematical new plant genus from the Upper Triassic of the South-Western United States // Palaeontology. 1970. Vol. 13, pt. 4. P. 646—663.

Ash S. Late Triassic plants from the Chinle Formation of northeastern Arizona // Ibid. 1972. Vol. 15. P. 598—618.

Ash S. The systematic position of Eoginkgoites // Amer. J. Bot. 1976. Vol. 63, N 10. P. 1321—1331.

Axelrod D.I. A theory of angiosperm evolution // Evolution. 1952. Vol. 6. P. 29—60.

Axelrod D.I. Poleward migration of early angiosperm flora // Science. 1959. Vol. 130. P. 203—207.

Axelrod D.I. Edaphic aridity as a factor in angiosperm evolution // Amer. Natur. 1972. Vol. 106, N 949. P. 311—320.

Bailey J.W. Nodal anatomy in retrospect // J. Arnold Arbor. 1956. Vol. 37. P. 269—287.

Bailey J.W., Swamy B.G.L. The conduplicate carpel of dicotyledons and its initial trends of specialization // Amer. J. Bot. 1951. Vol. 38. P. 373—379.

Banerjee M. Senotheca murulidihensis, a new Glossopteridalean fructification from India associated with Glossopteris taeniopteroides // J. Sen Memorial Volume. Calcutta: Bot. Soc. Bengal, 1969. P. 359—368.

Barnard P.D.W. A new species of Masculostrobus Seward producing Classopollis pollen from the Jurassic of Iran // Bot. J. Linn. Soc. 1968. Vol. 61, N 384. P. 167—176.

Basinger J.F. Paleorosa similkameensis, gen. et sp. nov., permineralized flowers (Rosaceae) from the Eocene of British Columbia // Canad. J. Bot. 1976. Vol. 54, N 20. P. 2293—2305.

Basinger J.F., Dilcher D.L. Ancient bisexual flowers // Science. 1984. Vol. 224, N 4648. P. 511—513.

Bate-Smith E.C. Chemistry and phylogeny of the angiosperms // Nature. 1972. Vol. 236. P. 353—354.

Batten D.J. Possible functional implications of exine sculpture and architecture in some Late Cretaceous Normapolles pollen // Pollen and spores: form and function. L.: Linn. Soc., 1986.

Baum H. Der einheitliche Bauplan der Angiospermengynöcien // Österr. bot. Ztschr. 1949. Bd. 96. S. 64—82.

Beck C.B. The identity of Archaeopteris and Callixylon // Brittonia. 1960. Vol. 12. P. 351—368.

Beck C.B. Gynkgophyton(Psygmophyllum) with a stem of gymnospermic structure // Science. 1963. Vol. 141. P. 431—433.

Behnke H.-D. Sieve element characters and systematic position of Austrobaileya, Austrobaileyaceae — with comments to the destinction and definition of sieve cells and sieve-tube members // Plant Syst. and Evol. 1986. Vol. 152, N 1/2. P. 101—121.

Béland P., Russel D.A. Palaeoecology of Dinosaur Provincial Park (Cretaceous), Alberta, interpreted from the distribution of articulated vertebrate remains // Can. J. Earth Sci. 1978. Vol. 15. P. 1012—1024.

Bell W.A. Flora of the Upper Cretaceous group of Vancouver Island, British Columbia // Mem. Geol. Surv. Canada. 1957. Vol. 293. P. 1—84.

Bentham G., Hooker J.D. Genera plantarum. L., 1862—1883. Vol. I—III.

Berry E.W. Systematic paleontology of the Lower Cretaceous deposits of Maryland. Baltimore: Md. Geol. Surv., 1911. 597 p.

Berry E.W. The Upper Cretaceous deposits of Maryland. Baltimore: Md. Geol. Surv., 1916. P. 757—901.

Bessey C.E. Phylogeny and taxonomy of angiosperms // Bot. Gaz. 1897. Vol. 24. P. 145—178.

Bessey C.E. The phylogenetic taxonomy of flowering plants // Ann. Mo. Bot. Gard. 1915. Vol. 2. P. 109—164.

Bierhorst D.W. Vessels in Equisetum // Amer. J. Bot. 1958. Vol. 45, N 7. P. 534—537.

Binda P.L., Nambudiri E.W.V. Fossil seed cuticles from the Upper Cretaceous Whitemud beds of Alberta and Saskatchewan, Canada // Canad. J. Bot. 1983. Vol. 61. P. 2717—2728.

Bisht P.S., Malasi C.B., Paliwal G.C. Nodal organization in Hamamelididae // Geophytology. 1983. Vol. 13, N 1. P. 88—92.

Blackmore S., van Helvoort H.A.M., Punt W. On the terminology, origins and functions of caveate pollen in Compositae // Rev. Palaeobot. and Palynol. 1984. Vol. 43. P. 293—301.

Blank-Louvel C. Le genre "Ranunculus L". dans le Berriasien (Crétace inf.) de la province de Lérida (Espagne) // La Revista Ilerda. 1984. Vol. 45. P. 83—92.

Blanc-Louvel C., Barale G. Montsechia vidali (Zeiller) Teixeira 1954. Nouvelles observations et réflexions sur son attribution systématique // Ann. paléontol. 1983. Vol. 69. P. 151—174.

Bogle A.L. The floral morphology and vascular anatomy of the Hamamelidaceae: subfamily Liquidambroideae // Ann. Mo. Bot. Gard. 1986. Vol. 73, N 2. P. 325—347.

Boltenhagen B. Amendement de Sofrepites legouxae Jard. 1967 pollen Albien du Gabon // Rev. micropaléontol. 1982. Vol. 25, N 3. P. 150—152.

Bose M.N. Morrisia, a new genus of cycadophytic fronds from the Rajmahal Hills, Bihar // Palaeobotanist. 1959. Vol. 7, N 1. P. 21—25.

Bose M.N. A revision of Rajmahalia // Ibid. 1966. Vol. 14, N 1/2. P. 85—88.

Boulter D., Bamshaw G.A.M., Thompson E.W. A phylogeny of higher plants based on the amino acid sequences of cytochrome "c" and its biological impications // Proc. Roy. Soc. London. B. 1972. Vol. 181. P. 441—455.

Bouman F. The ovule // Embryology of angiosperms. Berlin etc.: Springer, 1984. P. 123—157.

Bouman F., Calis J.L.M. Integumentary shifting — a third way to unitegmy // Ber. Dt. bot. Ges. 1977. Bd. 90. S. 15—28.

Boureau E. Contribution à l'étude paláeoxylologique de l'Indochine. 1—4 // Bull. Serv. géol. Indochine. 1950. Vol. 29, N 1. P. 5—29; N 4. P. 5—22.

Brenner G.J. Early angiosperm pollen differentiation in the Albian to Cenomanian deposits of Delaware (USA) // Rev. Palaeobot. and Palynol. 1967. Vol. 1, N 1/3. P. 219—227.

Brenner G.J. Middle Cretaceous floral provinces and early migrations of angiosperms // Origin and early evolution of angiosperms. N.Y.: Columbia Univ. press, 1976. P. 23—47.

Burger W.C. The Piperales and the monocots. Alternate hypotheses for the origin of monocotyledonous flowers // Bot. Rev. 1977. Vol. 43. P. 345—393.

Cahoon E.J. Paraphyllanthoxylon alabamense — a new species of fossil dicotyledonous wood // Amer. J. Bot. 1972. Vol. 59. P. 5—11.

Camp W.H., Hubbard M.M. On the origin of the ovule and cupule in lyginopterid pteridosperms // Amer. J. Bot. 1963. Vol. 50. P. 235—243.

Canright J.E. The comparative morphology and relationships of the Magnoliaceae. 1. Trend of specialization in the stamens // Ibid. 1952. Vol. 39, N 7. P. 484—497.

Carlquist S. Toward acceptable evolutionary interpretation of floral anatomy // Phytomorphology. 1969. Vol. 19. P. 332—362.

Carlquist S. Wood anatomy of Begoniaceae, with comments on raylessness, paedomorphosis, relationships, vessel diameter, and ecology // Bull. Torrey Bot. Club. 1985. Vol. 112, N 1. P. 59—69.

Chadefaud M. Sur le sac embryonnaire des angiospermes // Bull. Soc. bot. France. 1966. Vol. 113. P. 375—378.

Chakroun S. Les formations secondaires des monocotylédons: conceptions actuelles // Ann. biol. 1983. Vol. 22, N 2. P. 187—199.

Chaloner W.G., Hill A.J., Lacey W.S. First Devonian platyspermic seed and its implications in gymnosperm evolution // Nature. 1977. Vol. 265. P. 233—235.

Chamberlain C.J. Gymnosperms. Structure and evolution. N.Y.: Dover, 1966. 484 p.

Chamberlain C.J. The living cycads. N.Y.: Hafner, 1966. 172 p.

Chandler M.E.J., Axelrod D.J. An early angiosperm fruit from California // Amer. J. Sci. 1961. Vol. 259. P. 441—446.

Chandra S. Glossopteris and allied genera — morphological studies // Aspects and appraisal of Indian palaeobotany. Lucknow: B. Sahni Inst. Palaeobot., 1974. P. 144—153.

Chen Zu-keng, Wang Fu-xiong. The ovule structure and development of male and female gametophytes in Amentotaxus // Acta bot. sin. 1985. Vol. 27. P. 19—25.

Chesters K.I.M., Gnauck F.R., Hughes N.F. Angiospermae // The fossil record. L.: Geol. Soc., 1967. P. 269—288.

Chute H.W. The morphology and anatomy of the achene // Amer. J. Bot. 1930. Vol. 17, N 8. P. 703—720.

Clement-Westerhof J.A. Aspects of Permian palaeobotany and palynology, 4 // Rev. Palaeobot. Palynol. 1984. Vol. 41. P. 51—166.

Clement-Westerhof J.A. Aspects of Permian palaeobotany and palynology, 7 // Ibid. 1987. Vol. 52. P. 375—402.

Cocucci A.E. Some suggestions on the evolution of gametophytes of higher plants // Phytomorphology. 1973. Vol. 23, N 1/2. P. 109—124.

Cocucci A.E., Astegiano M.F. Interpretacion del embrion de las Poaceas // Kurtziana. 1978. Vol. 11. P. 41—54.

Cohen L.I. Development of the pistillate flower in the dwarf mistletoes, Arceuthobium // Amer. J. Bot. 1970. Vol. 57, N 4. P. 477—485.

Colin J.-P. Microfossiles vegetaux dans le Cenomanien et le Turonien de Dordogne (S.O. France) // Palaeontographica B. 1973. Bd. 143. S. 106—119.

Conover M.H. The vegetative morphology of the reticulate-veined Liliiflorae // Telopea. 1982. Vol. 2, N 4. P. 401—412.

Corner E.J.H. The durian theory of the origin of the modern tree // Ann. Bot. N.S. (Gr. Brit.). 1949. Vol. 13. P. 367—414.

Cornet B. Angiosperm-like pollen with tectate-columellate wall structure from the Upper Triassic (and Jurassic) of the Newark Supergroup, USA // Palynology. 1979. Vol. 3. P. 281—282.

Cornet B. The leaf venation and reproductive structures of a Late Triassic angiosperm, Sanmiguellia lewisii // Evol. Theory. 1986. Vol. 7, N 5. P. 231—309.

Crane P.R. Phylogenetic analysis of seed plants and the origin of angiosperms // Ann. Mo. Bot. Gard. 1985. Vol. 72, N 4. P. 716—793.

Crane P.R., Dilcher D.L. Lesqueria: an early angiosperm fruiting axis from the mid—Cretaceous // Ibid. 1984. Vol. 71, N 2. P. 384—402.

Crane P.R., Friis E.M., Pedersen K.R. Lower Cretaceous angiosperm flowers: fossil evidence on early radiation of dicotyledons // Science. 1986. Vol. 232. P. 852—854.

Crane P.R., Stockey R.A. Growth and reproductive biology of Joffrea speirsii gen. et sp. nov., a Cercidiphyllum-like plant from the Late Paleocene of Alberta, Canada // Canad. J. Bot. 1985. Vol. 63. P. 340—364.

Crane P.R., Stockey R.A. Morphology and development of pistillate inflorescences in extant and fossil Cercidiphyllaceae // Ann. Mo. Bot. Gard. 1986. Vol. 73. P. 382—393.

Crane P.R., Upchurch R. (Jr.) Drewia potomacensis gen. et sp. nov., an early Cretaceous member of Gnetales from the Potomac Group of Virginia // Amer. J. Bot. 1987. Vol. 74. P. 1722—1736.

Cranwell L.M. Coniferous pollen types of the southern hemisphere. 1. Abberation in Acmopyle and Podacarpus dacrydioides // J. Arnold Arbor. 1961. Vol. 42, N 4. P. 416—423.

Crepet W.L. Investigations of North American cycadeoids: the reproductive biology of Cycadeoidea // Palaeontographica B. 1974. Bd. 148. S. 144—169.

Crepet W.L. The statue of certain families of the Amentiferae during the Middle Eocene and some hypotheses regarding the evolution of wind pollination in dicotyledonous angiosperms // Palaeobotany, palaeoecology and evolution. N.Y.: Praeger, 1981. Vol. 1. P. 103—128.

Crepet W.L., Daghlian C.P. Euphorbioid inflorescences from the Middle Eocene Claiborne formation // Amer. J. Bot. 1982. Vol. 69, N 2. P. 258—266.

Crepet W.L., Delevoryas T. Investigations of North American cycadeoids: early ovule ontogeny // Ibid. 1972. Vol. 59. P. 209—215.

Cridland A.A., Morris J.E. Spermopteris, a new genus of pteridosperms from the Upper Pennsylvanian Series of Kansas // Ibid. 1960. Vol. 47. P. 855—859.

Croizat L. Thoughts on high systematics, phylogeny and floral morphogeny with a note on the origin of angiosperms // Candollea. 1964. Vol. 19. P. 18—96.

Cronquist A. The evolution and classification of

the flowering plants. Boston: Houghton Mifflin co., 1968. 396 p.

Cronquist A. Thought of an origin of the monocotyledons // B. Sahni Inst. Palaeobot. Spec. Publ. 1974. N 1. P. 19—24.

Cronquist A. On the taxonomical significance of secondary metabolites in angiosperms // Plant Syst. and Evol. Suppl. 1977. N 1. P. 179—189.

Cronquist A. An integrated system of classification of flowering plants. N.Y.: Columbia Univ. press, 1981. 1262 p.

Dahlgren R. General aspects of angiosperm evolution and macrosystematics // Nord. J. Bot. 1983. Vol. 3. P. 119—149.

Daghlian C.P. A review of the fossil record of monocotyledons // Bot. Rev. 1981. Vol. 47. P. 517—555.

Darwin Ch.R. On the origin of species. L.: Murray, 1859. 490 p.

Davis G.L. Systematic embryology of the angiosperms. N.Y.: Wiley, 1966.

De Boer R., Bouman F. Integumentary studies in the Polycarpicae. 2. Magnolia stellata and Magnolia virginiana // Acta bot. neer. 1972. Vol. 21, N 6. P. 617—629.

De Candolle A.P. Organographie végétale. P.: Detreville, 1827. T. I. 558 p.; T. II. 304 p.

Delevoryas T. The Medullosae — structure and relationships // Palaeontographica B. 1955. Bd. 97. S. 114—167.

Delevoryas T. A probable pteridosperm microsporangiate fructification from the Pennsylvanian of Illinois // Paleontology. 1964. Vol. 7. P. 60—63.

Delevoryas T. Investigations of North American Cycadeoids: microsporangiate structures and phylogenetic implications // Palaeobotanist. 1965 (1966). Vol. 14, N 1/3. P. 89—99.

Delevoryas T. Some aspects of cycadeoid evolution // Bot. J. Linn. Soc. 1968. Vol. 61. P. 137—146.

Delpino F. Applicazione di nuovi criterii per la classificazione delle piante. 1 // Mem. Acad. Bologna. Ser. 4. 1888. Vol. 9. P. 221—243.

Dennis S.L., Eggert D.A. Parasporotheca, gen. nov. and its bearing on the interpretation of the morphology of permineralized medullosan pollen organs // Bot. Gaz. 1978. Vol. 139. P. 117—139.

Deroin T. Annonaceae — Monodroideae. Contribution à la morphologie comparée du Annonaceae — Monodroideae // Bull. Mus. Nat. Hist. Natur. 1985. Vol. 137, N 2. P. 167—176.

Dettmann M.E. Upper Mesozoic microfloras from southern Australia // Proc. Roy. Soc. Vic. 1963. Vol. 77. P. 1—148.

Dettmann M.E. Angiospermous pollen from Albian to Turonian sediments of eastern Australia // Spec. Publ. Geol. Soc. Aust. 1973. Vol. 4. P. 3—34.

Dickinson T.A., Sattler R. Development of the epiphyllous inflorescence of Helwingia japonica (Helwingiaceae) // Amer. J. Bot. 1975. Vol. 69, N 9. P. 962—973.

Dickinson W.C. Fruits and seed of the Cunoniaceae (Rosales) // J. Arnold Arbor. 1984. Vol. 65, N 2. P. 149—190.

Die naturlichen Pflanzenfamilien / Ed. A. Engler, K. Prantl. Leipzig: Engelmann, 1897—1915.

Diggle P.K., de Mason D.A. The relationship between the primary thickening meristem and the secondary thickening meristem in Yucca whipplei Torr. 2 // Amer. J. Bot. 1983. Vol. 70, N 8. P. 1205—1216.

Dilcher D.L. Early angiosperm reproduction: an introductory report // Rev. Palaeobot. and Palynol. 1979. Vol. 27. P. 291—328.

Dilcher D.L., Crane P.R. Archaeanthus: an early angiosperm from the Cenomanian of the western interior of North America // Ann. Mo. Bot. Gard. 1984. Vol. 71, N 2. P. 351—383.

Dilcher D.L., Kovach W.L. Early angiosperm reproduction: Caloda delevoryana gen. et sp. nov., a new fructification from the Dakota Formation (Cenomanian) of Kansas // Amer. J. Bot. 1986. Vol. 73. P. 1230—1237.

Douglas G.E. The inferior ovary // Bot. Rev. 1944. Vol. 10. P. 125—186.

Douglas J.G. The Mesozoic floras of Victoria, 1—2 // Mem. Geol. Surv. Vic. 1969. Vol. 28. P. 1—310.

Doyle J.A. Fossil evidence on early evolution of the monocotyledon // Quart. Rev. Biol. 1973. Vol. 48. P. 399—413.

Doyle J.A., Donoghue M.J. Seed plant phylogeny and the origin of angiosperms: an experimental cladistic approach // Bot. Rev. 1986. Vol. 52, N 4. P. 321—431.

Doyle J.A., Hickey L.J. Coordinated evolution in Potomac Group angiosperm pollen and leaves // Amer. J. Bot. 1972. Vol. 59. P. 660.

Doyle J.A., van Campo M., Lugardon B. Observations on exine structure of Eucommiidites and lower Cretaceous angiosperm pollen // Pollen et spores. 1975. Vol. 17. P. 429—486.

Dransfield J. Notes on rattans (Palmae: Lepidocaryidae) occurring in Sabah, Borneo // Kew Bull. 1982. Vol. 36, N 4. P. 783—790.

Drinnan A.N., Chambers T.C. Flora of the Lower Cretaceous Koonwarra fossil bed (Korumburra Group) South Gippsland, Victoria // Mem. Ass. Austr. Palaeontol. 1986. Vol. 3. P. 1—77.

Eames A.J. The morphology of Agathis australis // Ann. Bot. (Gr. Brit.). 1913. Vol. 27. P. 1—38.

Eames A.J. Morphology of the angiosperms. N.Y.: McGraw Hill, 1961. 518 p.

Emberger L. Sur les Ginkgoales et quelques rapprochements avec d'autres groupes systématiques // Sven. bot. tidskr. 1954. Vol. 48, N 2. P. 361—367.

Emberger L. Les végétaux vasculaires // Traite de botanique systematique. P.: Mason, 1960. 1539 p.

Embryology of angiosperms / Ed. B.M. Johri. Berlin etc.: Springer, 1984. 830 p.

Endress P.K. The early floral development of Austrobaileya // Bot. Jb. Syst. Pflanzengesch. und Pflanzengeogr. 1983. Bd. 103, N 4. S. 481—497.

Endress P.K. The role of inner staminodes in the floral desplay of some relic Magnoliales // Plant Syst. and Evol. 1984. Vol. 146, N 3/4. P. 269—282.

Endress P.K. Reproductive structures and phylogenetic significance of extant primitive angiosperms // Ibid. 1986a. Vol. 152, N 1/2. P. 1—28.

Endress P.K. Floral structure, systematics, and phylogeny in Trochodendrales // Ann. Mo. Bot. Gard. 1986b. Vol. 73, N 2. P. 297—324.

Endress P.K. The Chloranthaceae: reproductive

structures and phylogenetic position // Bot. Jahrb. Syst. 1987. Vol. 109. P. 153—226.

Endress P.K., Lorence D.H. Diversity and evolutionary trends in the floral structure of Tambourissa (Monimiaceae) // Plant Syst. and Evol. 1983. Vol. 143, N 1/2. P. 58—81.

Engler A. Syllabus der Pflanzenfamilien. B., 1892.

Erbar C. Untersuchungen zur Entwicklung der spiraligen Blüte von Stewartia pseudocamellia (Theaceae) // Bot. Jahrb. Syst. Pflanzengesch. Pflanzengeogr. 1986. Bd. 106, N 3. S. 391—407.

Esau K., Cheadle V. Anatomy of the secondary phloem in Winteraceae // IAWA Bull. 1984. Vol. 5, N. 1. P. 13—43.

Eyde R.H. Evolutionary morphology: distinguishing ancestral structure from derived structure in flowering plants // Taxon. 1971. Vol. 20, N 1. P. 63—73.

Fallen M.E. The gynoecial development and systematic position of Allamanda (Apocynaceae) // Amer. J. Bot. 1985. Vol. 72, N 4. P. 572—579.

Favre-Duchartre M. Contribution à l'étude de la reproduction chez le Ginkgo biloba // Rev. cytol. biol. végét. 1956. Vol. 17, N 1/2. P. 1—214.

Favre-Duchartre M. A propos des gametophytes femelles et des archégones des plantes ovulées // Ann. sci. natur. Bot. et biol. végét. 1965. T. 6, N 1. P. 157—182.

Favre-Duchartre M. Time relations and sexual reproduction in Cichorium and other angiosperms as compared with Archegoniates // Phytomorphology. 1979. Vol. 29, N 2. P. 166—178.

Fiordi A.C. Fine structure of the stigmatic micropyle of Larix leptolepis // Phytomorphology. 1984. Vol. 34, N 1/4. P. 110—117.

Florin R. Die fossilen Ginkgophyten von Franz-Joseph Land nebst Erörterungen über vermeintliche Cordaitales mesozoischen Alters. 1, 2 // Palaeontographica B. 1936. Bd. 81. S. 71—713; Bd. 82. S. 1—72.

Florin R. Die Koniferen des Oberkarbons und des unteren Perms, 1—8 // Ibid. 1938—1945. Bd. 85. S. 1—729.

Florin R. Evolution in cordaites and conifers // Acta horti berg. 1951. Vol. 15. P. 285—389.

Fontaine W.M. The Potomac or younger Mesozoic flora // US Geol. Surv. Monogr. 1899. Vol. 15. P. 1—377.

Foster A.S., Gifford E.M. (Jr.). Comparative morphology of vascular plants. San Francisco: Freeman, 1974. 751 p.

Friis E.M. Upper Cretaceous (Senonian) floral structures of Juglandalean affinity containing Normapolles pollen // Rev. Palaeobot. and Palynol. 1983. Vol. 39. P. 161—188.

Friis E.M. Organization og bestovningsformer hos blomster fra Ovre Kridt // Dansk geol. Foren, Arsskrift 1983. Kobenhavn, 1984. S. 1—8.

Friis E.M. Structure and function in late Cretaceous angiosperm flowers // Kgl. dan. videnskab. Selskab. Biol. skr. 1985. Vol. 25. P. 1—37.

Friis E.M., Crane P.R., Pedersen K.R. Floral evidence for Cretaceous chloranthoid angiosperms // Nature. 1986. Vol. 320, N 6058. P. 163—164.

Friis E.M., Skarby A. Structurally preserved angiosperm flowers from the Upper Cretaceous of southern Sweden // Nature. 1981. Vol. 291, N 5015. P. 485—486.

Friis E.M., Skarby A. Scandianthus gen. nov., angiosperm flowers of Saxifragalean affinity from the Upper Cretaceous of Southern Sweden // Ann. Bot. N.S. (Gr. Brit.). 1982. Vol. 50. P. 569—583.

Friis J.M., Dute R.R. Phloem of primitive angiosperms. 2 // Proc. Jowa Acad. Sci. 1983. Vol. 90, N 2. P. 78—84.

Gao Rui-qi. Evolutionary trends of Cretaceous angiospermous pollen from the Songliao Basin, NE China // Acta palaeontol. sin. 1982. Vol. 21, N 2. P. 217—224.

Gensel P.G., Skog J.E. Two early Missisipian seeds from the Price Formation of southwestern Virginia // Brittonia. 1977. Vol. 29, N 3. P. 332—351.

Gillespie W.H., Pfefferkorn H.W. Taeniopteroid lamina on Physmatocycas megasporophylls (Cycadales) from the Lower Permian of Kansas, USA // Rev. Palaeobot. and Palynol. 1986. Vol. 49, N 1/2. P. 99—116.

Gillespie W.H., Rothwell G.W., Scheckler S.E. The earliest seeds // Nature. 1981. Vol. 293, N 5832. P. 462—464.

Givulescu R. Aenigmatophyllum gothanii (Krestew) Hartung et Gothan dans la flore fossile de Roumanie et son affinité au taxon récent Lyonothamnus (Rosacées) // Rev. Palaeobot. and Palynol. 1982. Vol. 36, N 3/4. P. 375—378.

Goethe J.W. von. Versuch die Metamorphose der Pflanzen zu erklären. Gotha, 1790. 86 S.

Goldberg A. Classification, evolution and phylogeny of the fumilies of Dicotyledons // Smithsonian Contrib. Bot. 1986. N 58. P. 1—314.

Gottlieb L.D. Genetics and morphological evolution in plants // Amer. Natur. 1984. Vol. 123, N 5. P. 681—709.

Gould R.E., Delevoryas T. The biology of Glossopteris: evidence from petrified seed-bearing and pollen-bearing organs // Alcheringa. 1977. Vol. 1. P. 387—399.

Grant V. Genetics of flowering plants. N.Y.; L.: Columbia Univ. press, 1975. 514 p.

Grauvogel-Stamm L. Le flore du gēs a Voltzia (Bundsandstein supèrieur) des Vosges du nord (France) // Mém. Univ. L. Pasteur Strasb. Geol. Sci. 1978. N 50. P. 1—226.

Greguss P. Identification of living gymnosperms on the basis of xylotomy. Budapest: Akad. kiadó, 1955. 264 p.

Greguss P. Phylogenetic importance of the xylotomy and geographical distribution of homoxylic Drimys winteri and Drimys colorata // Acta biol. Szeged. 1982. Vol. 28, N 1/4. P. 41—52.

Grimsky N., Hohn T., Davies J.W., Hohn B. Agrobacterium-mediated delivery of infectious maize streak virus into maize plants // Nature. 1987. Vol. 325, N 7000. P. 177—179.

Grove G.C., Rothwell G.W. Mitrospermum vinculum sp. nov., a cardiocarpalean ovule from the Upper Pennsylvanian of Ohio // Amer. J. Bot. 1980. Vol. 67. P. 1051—1058.

Guédès M.M. Homologies des pléces florales chez Tulipa gesneriana L. // Rev. gén. bot. 1965. Vol. 72, N 853. P. 289—322.

Guédès M., Dupuy P. From decussation to distichy, with some comments on current theories of phyllotaxy // Bot. J. Linn. Soc. 1983. Vol. 87, N 1. P. 1—12.

Guignard J.-L. The development of cotyledon and shoot apex in monocotyledons // Canad. J. Bot. 1984. Vol. 62. P. 1316—1318.

Gupta K.M. Williamsonia fructifications from the Jurassic of Rajmahal Hills — their preservation and plan of construction // J. Palaeontol. Soc. Ind. 1958. Vol. 3. P. 230—232.

Guyot M. Les types stomatiques chez les Angiospermes: leurs variations sur un même êpiderme et leur utilisation en systematique // Bull. Soc. bot. France. 1985. Vol. 2. P. 37—48.

Hall J.M. Megaspores and other fossils in the Dakota Formation (Cenomanian) of Jowa (USA) // Pollen et spores. 1963. Vol. 5. P. 425—443.

Hall J.B., Jenik J. Observations on the West African cycad in Ghana // Niger Field. 1967. Vol. 32, N 2. P. 75—81.

Hallam A. Relations between biostratigraphy, magnetostratigraphy and event stratigraphy in the Jurassic and Cretaceous // Proc. XXVII Intern. Geol. Congr. M.: VNU Sci. press, 1984. Vol. 1. P. 189—212.

Hallier H. L'orogine et la système phylétique des angiospermes // Arch. néer. sci. 1912. Vol. 1. P. 146—234.

Hardwick R.C. Function of leaf fall // Nature. 1986. Vol. 324, N 6097. P. 517.

Harris T.M. The fossil flora of Scoresby Sound East Greenland. Caytoniales and Bennettitales // Medd. Groenl. 1932. Vol. 85, N 5. P. 1033.

Harris T.M. A coprolite of Caytonia pollen // Ann. Mag. Nat. Hist. Ser. 1946. Vol. 12. P. 357—378.

Harris T.M. The relationships of the Caytoniales // Phytomorphology. 1951a. Vol. 1, N 1/2. P. 29—39.

Harris T.M. The fructification of Czekanowskia and its allies // Phil. Trans. Roy. Soc. London. B. 1951b. Vol. 235. P. 483—508.

Harris T.M. The origin of angiosperms // Adv. Sci. 1960. Vol. 67. P. 207—213.

Harris T.M. The fossil cycads // Palaeontology. 1961. Vol. 4, pt 3. P. 313—323.

Harris T.M. The occurrence of the fructification Carnoconites in New Zealand // Trans. Roy. Soc. New Zealand. Ser. Geol. 1962. Vol. 1, N 4. P. 17—27.

Harris T.M. The Yorkshire Jurassic flora. 2. Caytoniales, Cycadales and Pteridosperms. L.: Brit. Mus (Natur. Hist.), 1964. 191 p.

Harris T.M. The Yorkshire Jurassic flora. 3. Bennettitales. L.: Brit. Mus. (Natur. Hist.), 1969. 186 p.

Harris T.M. The strange Bennettitales // 19th Sir A.C. Seward Memorial Lecture. Lucknow: B. Sahni. Inst. Palaeobot., 1973. P. 3—11.

Harris T.M. The Yorkshire Jurassic flora. 5. Coniferales. L.: Brit. Mus. (Natur. Hist.), 1979. 166 p.

Harris T.M. Fossils from New Zealand ascribed to the Pentoxylon plant // Phyta. Vol. 1983. P. 91—103.

Harris T.M., Millington W., Miller J. The Yorkshire Jurassic flora. 4. Ginkgoales, Czekanowskiales. L.: Brit. Mus. (Natur. Hist.), 1974. 150 p.

Heel W.A. von. Anatomical and ontogenetic investigations on the morphology of the flowers and the fruit of Scyphostega borneensis Stapf (Scyphostegiaceae) // Blumea. 1967. Vol. 15. P. 107—125.

Heel W.A. van. A SEM investigation of the development of free carpels // Ibid. 1981. Vol. 27. P. 499—522.

Heer O. Contributions to the fossil flora of North Greenland // Phil. Trans. Roy. Soc. London. B. 1869. Vol. 2. P. 39—56.

Heer O. Beiträge zur Jura-Flora Ostsibiriens und des Amurlandes // Mém. Acad. Sci. St.-Pétersbourg. 1876. T. 22. P. 1—122.

Heer O. Beiträge zur fossilen Flora Sibiriens und des Amurlandes // Mém. Acad. Imp. Sci. Ser. 25. St-Pétersbourg, 1878. T. 7. P. 1—58.

Heer O. Nachträge zur fossilien Flora Grönlands // Flora fossilis arctica. Zürich, 1880. Bd. 6. 224 p.

Heer O. Die fossile Flora der Polarländer // Ibid. 1883. Bd. 7. 275 S.

Heinsbroek P.G., van Heel W.A. Note on the bearing of the pattern of vascular bundles on the morphology of the stamens of Victoria amazonica (Poepp.) Sowerb. // Proc. Kon. ned. akad. wetensch. C. 1969. Vol. 72. P. 431—444.

Henslow G. The origin of monocotyledons from dicotyledons through self—adaptation to a moist or aquatic habitat // Ann. Bot. (Gr. Brit.). 1911. Vol. 26. P. 717—744.

Herngreen G.E.W., Chlonova A.F. Cretaceous microfloral provinces // Pollen et spores. 1981. Vol. 23. P. 441—555.

Herzfeld S. Ephedra campylopoda Mey. Morphologie der weiblichen Blüte und Befruchtungsvorgang // Denkschr. Akad. Wiss. Wien. 1922. Bd. 98. 26 S.

Herzfeld S. Beiträge zur Kenntnis von Ginkgo // Jb. Wiss. Bot. 1927. Bd. 66, N 5. S. 814—818.

Heslop-Harrison J. The unisexual flower — a reply to criticism // Phytomorphology. 1958. Vol. 8. P. 177—184.

Heslop-Harrison J. The adaptive significance of the exine // The evolutionary significance of the exine: Linn. Soc. Symp. Ser. L.: Acad. press, 1976. N 1. P. 27—37.

Heslop-Harrison Y., Shivanna K.R. The receptive structure of the angiosperm stigma // Ann. Bot. (Gr. Brit.). 1977. Vol. 41. P. 1233—1258.

Heslop-Harrison Y., Heslop-Harrison J., Reger B.J. The pollen — stigma interaction in the grasses. 7. Pollen-tube guidance and the regulation of tube number in Zea mays L. // Acta bot. neer. 1985. Vol. 34, N 2. P. 193—211.

Hesse M. Pollenkitt is lacking in Gnetatae: Ephedra and Welwitschia, further proof for its restriction to the angiosperms // Plant Syst. and Evol. 1984. Vol. 144, N 1. P. 9—16.

Hickey L.J. Classification of the architecture of dicotyledonous leaves // Amer. J. Bot. 1973. Vol. 60. P. 17—33.

Hickey L.J., Doyle J.A. Early Cretaceous fossil evidence for angiosperm evolution // Bot. Rev. 1977. Vol. 43, N 1. P. 3—104.

Hickey L.J., Peterson R.K. Zingiberopsis, a fossil genus of the ginger family from Late Cretaceous to Early Eocene sediments of Western Interior North America // Canad. J. Bot. 1978. Vol. 56. P. 1136—1152.

Hill R. Three new Eocene cycads from eastern Australia // Austral. J. Bot. 1980. Vol. 28. P. 105—122.

Hochuli P.A. Ursprung und Verbreitung der

Restionaceen // Vierteiljahrschr. naturforsch. Ges. Zürich. 1979. Bd. 124. S. 109—131.

Holmes W.B. On some fructifications of the Glossopteridales from the Upper Permian of N.S.W. // Proc. Linn. Soc. N.S.W. 1974. Vol. 98, N 3. P. 131—141.

Holmes W.B. New corystosperm ovulate fructifications from the Triassic of eastern Australia // Alcheringa. 1987. Vol. 11. P. 165—173.

Howard R.A. The stem-leaf continuum of the Dicotyledoneae // J. Arnold Arbor. 1974. Vol. 55, N 2. P. 125—181.

Hu Zheng-hai, Tian Lan-xin. Studies on morphology of Kingdonia uniflora F. Balfour et W.W. Smith: 3. The morphology and anatomy of flowers, fruits and seeds // Acta phytotaxon. sin. 1985. Vol. 23. P. 170—178.

Hughes N.F. Fossil evidence and angiosperm ancestry // Sci. Progr. 1961a. Vol. 49. P. 84—102.

Hughes N.F. Further interpretation of Eucommiidites Erdtman, 1948 // Palaeontology. 1961b. Vol. 4. P. 292—299.

Hughes N.F. Palaeobiology of angiosperm origins. Cambridge: Univ. press, 1976. 242 p.

Hughes N.F., McDougall A.B. Record of angiospermid pollen entry into the English Early Cretaceous succession // Rev. Palaeobot. and Palynol. 1987. Vol. 50, N 3. P. 255—272.

Hutchinson J. The families of flowering plants. 2nd ed. Oxford: Clarendon press, 1959. 903 p.

Hutchinson J. Evolution and phylogeny of flowering plants. Facts and theory. L.; N.Y.: Acad. press, 1969. 717 p.

Inamdar J.A., Mohan J.S.S., Bagavathi S.R. Stomatal classification — a review // Feddes Rep. 1986. Vol. 97, N 3/4. P. 147—160.

Ito M. Studies in the floral morphology and anatomy of Nymphaeales. 3. // Bot. Mag. Tokyo. 1986. Vol. 99. P. 169—181.

Jarzen D.M. Aquilapollenites and some Santalalean genera. A botanical comparison // Grana. 1977. Vol. 16. P. 29—39.

Jennings J.R. The morphology and relationships of Rhodea, Telangium, Telangiopsis, and Heterangium // Amer. J. Bot. 1976. Vol. 63. P. 1119—1133.

Johnson R.W., Riding R.T. Structure and ontogeny of the stomatal complex in Pinus strobus L. and P. banksiana Lamb. // Amer. J. Bot. 1981. Vol. 68, N 2. P. 260—268.

Johri B.M., Ambegaokar K.B. Some unusual features in the embryology of angiosperms // Proc. Ind. Acad. Sci. Plant. Sci. 1984. Vol. 93, N 3. P. 413—427.

Kanis A., Karstens W.K.H. On the occurrence of amphistomatic leaves in Ginkgo biloba L. // Acta bot. neer. 1963. Vol. 12, N 3. P. 281—286.

Kanta K. Morphology and embryology of Piper nigrum L. // Phytomorphology. 1962. Vol. 12, N 3. P. 207—221.

Kaplan D.R. Comparative foliar histogenesis in Acorus calamus and its bearing on the phyllode theory of monocotyledonous leaves // Amer. J. Bot. 1970. Vol. 57. P. 331—361.

Kar R.K., Singh R.S. Palynology of the Cretaceous sediments of Meghalaya, India // Palaeontographica B. 1986. Bd. 202, N 1/6. S. 83—153.

Karsten G. Zur Phylogenie der Angiospermen // Ztschr. Bot. 1918. Bd. 10. S. 369—388.

Kaul R.B. Reproductive morphology of Quercus (Fagaceae) // Amer. J. Bot. 1985. Vol. 72, N 12. P. 1962—1971.

Kedves M.J. Ultrastructural investigation of the early Normapolles taxa Complexiopollis and Limaipollenites // Palynology. 1982. Vol. 6. P. 149—159.

Kedves M. La stratification de l'exine et la morphologie des Normapolles // Physio—Géo. 1983. Vol. 6. P. 53—67.

Kedves M., Párdutz Á. Scanning electron microscopy of some selected recent amentiflorae pollens. 2 // Acta biol. Szeged. 1983a. Vol. 29, N 1/4. P. 67—76.

Kedves M.J., Párdutz Á. Electron microscope investigations of the early Normapolles pollen genus Atlantopollis // Palynology. 1983b. Vol. 7. P. 153—169.

Kemp E.M. Probable angiosperm pollen from the British Barremian to Albian strata // Palaeontology. 1968. Vol. 11. P. 421—434.

Keng H. Report on an abnormal ovulate strobilus of Gnetum gnemon L. // Gard. Bull. Singapore. 1965. Vol. 21, pt. 2. P. 213—214.

Kerp J.H.F. Aspects of Permian palaeobotany and palynology. 1, Sobernheimia Jonkeri nov. gen. sp., a new fossil plant of cycadalean affinity from the Waderner Gruppe of Sobernheim // Rev. Palaeobot. and Palynol. 1983. Vol. 38, N 3/4. P. 173—184.

Kerp J.H.F. On some interesting fructifications from the Lower Permian of the Saar-Nahe Area (Western Germany) // Cour. Forsch.-Inst. Senckenberg. 1986. Bd. 86. S. 73—87.

Khan R. A note on "double fertilization" in Ephedra foliata // Curr. Sci. 1940. Vol. 9. P. 323—324.

Kidston R., Lang W.H. On Old Red Sandstone plants showing structure, from the Rhynie Chert Bed, Aberdeenshiere. 1—4 // Trans. Roy. Soc. Edinbourgh. 1917—1921. Vol. 51. P. 761—784; Vol. 52. P. 603—627, 831—854.

Kimura T., Sekido S. Nilssoniocladus n. gen (Nilssoniaceae n. fam.) newly found from the early Lower Cretaceous of Japan // Palaeontographica B. 1975. Bd. 153, N 1/3. S. 111—118.

Kirchheimer F. Die Laubgewächse der Braunkohlenzeit. Helle; Knapp, 1957. 672 S.

Klaus W. Zur entwicklungsgeschichtlichen Bedeutung triadischer angiospermider Pollenapertur und Strukturanlagen // Beitr. Paläontol. Österr. 1979. Bd. 6. S. 135—177.

Knobloch E. Paleogenni flora z Českeho Chloumku u Karlových Var // Sbor ùstr. úst. Geol. 1960. Sv. 27. S. 101—155.

Knobloch E. Neue Pflanzenfunde aus dem südböhmischen Senon // Jb. Staatl. Mus. Miner. und Geol. Dresden. 1964. S. 133—210.

Knobloch E. Fossile Pflanzenreste aus Kreide und dem Tertiär von Österreich // Verh. Geol. 1977. Bd. 3. S. 415—426.

Knobloch E. On some primitive angiosperm leaves from the Upper Cretaceous of the Bohemian Massif // Palaeontographica B. 1978. Bd. 166. S. 83—98.

Knobloch E. Die Gattung Costatheca Hall in der mitteleuropäischen Kreide // Paleontol. Sb. geol. věd. 1983. Sv. 24. S. 95—105.

17. Зак. 1491

Knobloch E. Problematische Pflanzliche Mikrofossilien aus der Kreide und aus dem Paläozän von Europa und Ägypten // Meded. rijks. geol. dienst. 1986. Bd. 40, H. 1. S. 23—47.

Knobloch E., Mai D.H. Monographie der Früchte und Samen in der Kreide von Mitteleuropa // Rozpr. ùstred. ústavu geol. 1986. Sv. 47. S. 1—219.

Knoll F. Bau, Entwicklung und morphologische Bedeutung unifazialer Vorlauferspitzen an Monokotylenblattern // Österr. Bot. Ztschr. 1948. Bd. 95. S. 163—193.

Knowlton F.H. The flora of the Denver and associated formations of Colorado // US Geol. Surv. Profess. Pap. 1930. Vol. 155. P. 1—142.

Koch B.E. Review of fossil floras and nonmarine deposits of West Greenland // Bull. Geol. Soc. Amer. 1964. Vol. 75, N 6.

Kohn J.R., Waser N.M. The effect of Delphinium nelsonii pollen on seed set in Ipomopsis aggregata, a competitor for hummingbird pollination // Amer. J. Bot. 1985. Vol. 72, N 7. P. 1144—1148.

Konar R., Oberoi Y.P. Recent work on reproductive structure of living conifers and taxads — a review // Bot. Rev. 1969. Vol. 35, N 2. P. 89—117.

Kon'no E. Some coniferous male fructifications from the Carnic formation in Yamaguchi Perfecture, Japan // Sci. Rep. Tohoku Univ. Ser. 2. 1962. Spec. vol., N 5. P. 9—19.

Krassilov V.A. Approach to the classification of Mesozoic "Ginkgoalean" plants from Siberia // Palaeobotanist. 1969. Vol. 18. P. 12—19.

Krassilov V.A. Mesozoic plants and the problem of angiosperm ancestry // Lethaia. 1973a. Vol. 6. P. 163—178.

Krassilov V.A. The Jurassic disseminules with pappus and their bearing on the problem of angiosperm ancestry // Geophytology. 1973b. Vol. 3. P. 1—4.

Krassilov V.A. Cuticular structure of Cretaceous angiosperms from the Far East of the USSR // Palaeontographica B. 1973c. Bd. 142. S. 105—116.

Krassilov V.A. Dirhopalostachyaceae — a new family of proangiosperms and its bearing on the problem of angiosperm ancestry // Ibid. 1975. Bd. 153. S. 100—110.

Krassilov V.A. The origin of angiosperms // Bot. Rev. 1977a. Vol. 43, N 1. P. 143—176.

Krassilov V.A. Contributions to the knowledge of the Caytoniales // Rev. Palaeobot. and Palynol. 1977b. Vol. 24. P. 155—178.

Krassilov V.A. Bennettitalean stomata // Palaeobotanist. 1978. Vol. 25. P. 179—184.

Krassilov V.A. Changes of Mesozoic vegetation and the extinction of dinosaurs // Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol. 1981. Vol. 34. P. 207—224.

Krassilov V.A. On the ovuliferous organ of Hirmerella // Phyta. 1982a. D.D. Pant Comm. vol. P. 141—144.

Krassilov V.A. Early Cretaceous flora of Mongolia // Palaeontographica B. 1982b. Bd. 181. S. 1—43.

Krassilov V.A. New paleobotanical data on origin and early evolution of angiospermy // Ann. Mo. Bot. Gard. 1984. Vol. 71. P. 577—592.

Krassilov V.A. New floral structure from the Lower Cretaceous of Lake Baikal area // Rev. Palaeobot. and Palynol. 1986. Vol. 47. P. 9—16.

Krassilov V.A., Ash S.R. On Dinophyton — protognetalean Mesozoic plant // Palaeontographica B. 1988. Bd. 208. S. 33—38.

Krassilov V.A., Bugdaeva E.V. Achene-like fossils from the Lower Cretaceous of the Lake Baikal area // Rev. Palaeobot. and Palynol. 1982. Vol. 36. P. 279—295.

Krassilov V.A., Bugdaeva E.V. Gnetalean plants from the Jurassic of Ust—Balej, East Siberia // Rev. Palaeobot. Palynol. 1988a. Vol. 53. P. 359—374.

Krassilov V.A., Bugdaeva E.V. Meeusella and the origin of stamens // Lethaia. 1988b. Vol. 21. P. 425—431.

Krassilov V.A., Bugdaeva E.V. Protocycadopsid pteridosperms from the Lower Cretaceous of Transbaikalie and the origin of cycads // Palaeontographica. B. 1988c. Bd. 208. S. 27—32.

Krassilov V.A., Burago V.I. New interpretation of Gaussia (Vojnovskyales) // Rev. Palaeobot. and Palynol. 1981. Vol. 32. P. 227—237.

Krassilov V.A., Shilin P.V., Vachrameev V.A. Cretaceous flowers from Kazakhstan // Ibid. 1983. Vol. 40. P. 91—113.

Kräusel R. Sturiella langeri n.g. n.sp. eine Bennettitee aus der Trias von Lunz (Nieder Österreich) // Senckenbergiana. 1948. Bd. 29, N 1/6. S. 141—149.

Kräusel R. Ein neues Dioonitocarpidium aus der Trias von Lunz // Ibid. 1953. Bd. 34, N 1/3. S. 105—108.

Kräusel R. Zur Geschichte der Angiospermen // Bot. Mag. Tokyo. 1956. Vol. 69, N 822. P. 537—544.

Kubitzki K. Probleme der Groβsystematik der Blütenpflanzen // Ber. Dt. bot. Ges. 1973. Bd. 85. S. 259—277.

Kubitzki K., Gottlieb O.R. Micromolecular patterns and the evolution and major classification of angiosperms // Taxon. 1984a. Vol. 33, N 3. P. 375—391.

Kubitzki K., Gottlieb O.R. Phytochemical aspects of angiosperm origin and evolution // Acta bot. neer. 1984b. Vol. 33, N 4. P. 457—468.

Kügler H. Blütenökologie. Jena: G. Fischer, 1970. 345 S.

Kurmann M.H., Taylor T.N. The ultrastructure of Boulaya fertilis (Medullosales) pollen // Pollen et spores. 1984. Vol. 26, N 1. P. 109—116.

Kvaček Z., Knobloch E. Zur Nomenklatur der Gattung Daphnogene Ung. und die neue Art Daphnogene pannonica sp. n. // Věstn. Ústřed. geol. 1967. Sv. 42. S. 201—210.

Lakhanpal R.N., Prakash U., Bande M.B. A monocotyledonous inflorescence from the Deccan intertrappean beds of India // Palaeobotanist. 1982. Vol. 30, N 3. P. 316—324.

Lam H.J. Stachyospory and phyllospory as factors in the natural system of the Cormophyta // Sven. bot. tidskr. 1950. Vol. 44, N 4. P. 517—534.

Lang W.H. Studies in the development and morphology of Cycadean sporangia. 2. The ovule of Stangeria paradoxa // Ann. Bot. (Gr. Brit.). 1900. Vol. 14. P. 281—306.

Laubenfels D.J. de. The external morphology of coniferous leaves // Phytomorphology. 1953. Vol. 3, N 1/2. P. 1—19.

Lechowicz M.J. Why do temperate decidious

trees leaf out at different times? Adaptation and ecology of forest communities // Amer. Natur. 1984. Vol. 124, N 6. P. 821—842.

Lee C.L. Fertilization in Ginkgo biloba // Bot. Gaz. 1955. Vol. 117, N 2. P. 79—100.

Leinfellner W. Der Bauplan des synkarpen Gynözeums // Österr. bot. Ztschr. 1950. Bd. 97. S. 403—436.

Leins P., Erbar C. Ein Beitrag zur Blütenentwicklung der Aristolochiaceen, einer Vermittelgruppe zu den Monokotylen // Bot. Jahrb. Syst. Pflanzengesch. und Pflanzengeogr. 1985. Bd. 107. S. 343—368.

Leroy J.-F. The origin of angiopsperms: an unrecognized ancestral dicotyledon, Hedyosmum (Chloranthales), with a strobiloid flower is living today // Taxon. 1983. Vol. 32, N 2. P. 169—175.

Li Xingxue, Yao Zhaoqi. Fructifications of Gigantopterids from South China // Palaeontographica B. 1983. Bd. 185, N 1/3. S. 11—26.

Lillegraven J.A., Kielan-Jaworowska Z., Clemens W.A. (Jr.). Mesozoic mammals: the first two-thirds of mammalian history. Berkley: Univ. Cal. press, 1979. 311 p.

Linnel T. Zur Morphologie und Systematik Triassischer Cycadophyten. 2. Über Scytophyllum Bornem., eine wenig bekannte Cycadophytengattung aus dem Keuper // Sven. bot. tidskr. 1933. Bd. 27, N 3. S. 310—331.

Long A.G. On the structure of Calymmatotheca kidstoni Calder (emended) and Genomosperma latens gen. et sp. nov. from the Calciferous Sandstone Series of Berwickshire // Trans. Roy. Soc. Edinburgh. 1960. Vol. 64. P. 29—44.

Long A.G. Some Lower Carboniferous fructifications from Berwickshire, together with a theoretical account of the evolution of ovules, cupules, and carpels // Ibid. 1966. Vol. 66. P. 345—375.

Long A.G. Eurystoma tigona sp. nov., a pteridosperm ovule borne on a frond of Alcicarnopteris Kidston // Ibid. 1969. Vol. 68. P. 171—182.

Long A.G. Some Lower Carboniferous pteridosperm cupules bearing ovules and microsporangia // Ibid. 1977a. Vol. 70, N 1/3. P. 1—11.

Long A.G. Observations on Carboniferous seeds of Mitrospermum, Conostoma and Lagenostoma // Ibid. 1977b. Vol. 70, N 1/3. P. 37—61.

Long A.G. Lower Carboniferous pteridosperm cupules and the origin of angiosperms // Ibid. 1977c. Vol. 70, N 1/3. P. 13—35.

Long A.G. The cupule—carpel theory. A defence // Ibid. 1986. Vol. 44, N 2. P. 281—285.

Lucke E. Samenstruktur und Samenkeimung europäischer Orchideen nach VEYRET sowie weitere Untersuchungen // Orchidee. 1984. Vol. 35, N 4. P. 153—158.

Macdonald A.D. Myricaceae: floral hypothesis for Gale and Comptonia // Canad. J. Bot. 1977. Vol. 55. P. 2636—2651.

Mädel E. Die fossilen Euphorbiaceen — Holzer mit besondere Berucksichtigung neuer Funde aus der Oberkreide Sud-Afrikas // Senckenberg. lethaea. 1962. Bd. 43, N 4. S. 283—321.

Maekawa F. Vojnovskya as a presumable ancestor of angiosperms // J. Jap. Bot. 1962. Vol. 37, N 5. P. 149—152.

Maheshwari P., Singh H. The female hametophyte of gymnosperms // Biol. Rev. Cambridge Phil. Soc. 1967. Vol. 42, N 1. P. 88—130.

Maheshwari P., Vasil V. Gnetum. New Delhi: Counc. sci. & industr. res., 1961. 142 p.

Mamay S.H. Tinsleya, a new genus of seed-bearing Callipterid plants from the Permian of North-Central Texas // US Geol. Surv. Profess. Pap. 1966. Vol. 523, pt E. P. 1—15.

Mamay S.H. Russelites, new genus, a problematical plant from the Lower Permian of Texas // Ibid. 1968. Vol. 593, pt I, P. 1—15.

Mamay S.H. Paleozoic origin of cycads // Ibid. 1976. Vol. 934. P. 1—48.

Mamay S.H., Watt A.D. An ovuliferous Callipteroid plant from the Hermit Shale (Lower Permian) of the Grand Canyon, Arizona // Ibid. 1971. Vol. 750, pt C. P. 48—51.

Mapes G. Megaloxylon in medcontinent North America // Bot. Gaz. 1985. Vol. 146, N 1. P. 157—165.

Mapes G., Rothwell G.W. Questora amplecta gen. et sp. n., a structurally simple medullosan stem from the Upper Mississippian of Arkansas // Amer. J. Bot. 1980. Vol. 67. P. 636—647.

Mapes G., Rothwell G.W. Permineralized ovulate cones of Lebachia from late Palaeozoic limestones of Kansas // Palaeontology. 1984. Vol. 27. P. 69—94.

Martens P. Les gnétophytes // Handb. Pflanzenanat. 1971. Bd. 12. S. 1—295.

Martin P.G., Dowd J.M. The study of plant phylogeny using amino acid sequences of ribulose — 1,5 — bisphosphate carboxylasae. 5. Magnoliaceae, Polygonaceae and the concept of primitiveness // Austral. J. Bot. 1984. Vol. 32. P. 301—309.

Martin P.G., Dowd J.M. A phylogenetic tree for some monocotyledons and gymnosperms derived from protein sequences // Taxon. 1986. Vol. 35, N 3. P. 469—475.

May B.J., Matten L.C. A probable pteridosperm from the uppermost Devonian near Ballyheiue Co. Kerry, Ireland // Bot. J. Linn. Soc. 1983. Vol. 86. P. 103—123.

Maze J.H., Dingler N.G., Bohm L.R. Comparative floret development in Stipa torrilis and Oryzopsis miliaceae (Graminae) // Bot. Gaz. 1971. Vol. 132. P. 273—298.

Médus J. Morphologie, function et évolution de quelques grains de pollen normapolles du Crétacée supérieur // Lethaia. 1983. Vol. 16. P. 265—271.

Meerow A., Dehgan B. The auriculate pollen grains of Hymencallis quitoensis Herb. (Amaryllidaceae) and its systematic implications // Amer. J. Bot. 1985. Vol. 72, N 4. P. 540—547.

Meeuse A.D.J. The so-called "megasporophyll" of Cycas — a morphological misconception. Its bearing on the phylogeny and the classification of the Cycadophyta // Acta bot. neer. 1963. Vol. 12, N 1. P. 119—128.

Meeuse A.D.J. Angiosperms — past and present. Phylogenetic botany and interpretative floral morphology of the flowering plants // Advanc. Front. Plant. Sci. 1965. Vol. 11. P. 1—228.

Meeuse A.D.J. Again; the growth habit of the early angiosperms // Acta Bot. Neerl. 1967. Vol. 16, N 2. P. 33—41.

Meeuse A.D.J. Facts and fiction in floral morphology with special reference to the Polycarpicae.

1—3 // Ibid. 1972a. Vol. 21. P. 113—127, 235—252, 351—365.

Meeuse A.D.J. Sixty-five years of theories of the multiaxial flowers // Acta biotheor. 1972b. Vol. 21. P. 167—202.

Meeuse A.D.J. Changing floral concept: anthocorms, flowers, and anthoids // Acta bot. neer. 1975a. Vol. 24. N 1. P. 23—36.

Meeuse A.D.J. Aspects of the evolution of monocotyledons // Ibid. 1975b. Vol. 24, N 5/6. P. 421—436.

Meeuse A.D.J., Bouman F. The inner integument — its probable origin and homology // Acta bot. neer. 1974. Vol. 24. P. 237—249.

Mehra P.N. Occurrence of hermaphrodite flowers and the development of female gametophyte in Ephedra intermedia Shrenk et May // Ann. Bot. N.S. (Gr. Brit.). 1950. Vol. 14. P. 165—180.

Melville R. A new theory of the angiosperm flower // Nature. 1960. Vol. 188. P. 14—18.

Melville R. A new theory of the angiosperm flower // Kew Bull. 1963. Vol. 17, N 1. P. 1—63.

Melville R. The terminology of leaf architecture // Taxon. 1976. Vol. 25, N 5/6. P. 549—561.

Merril E.K. Heterblastic seedling of green ash. 2. Early development of simple and compound leaves // Canad. J. Bot. 1986. Vol. 64. P. 2650—2601.

Mestre J.-C., Guedes M. Nature et signification phylogénétique du cotyledon // Bull. Soc. bot. France. 1983. Vol. 130, N 3/4. P. 7—22.

Meyen S. Some true and alleged Permotriassic conifers of Siberia and the Russian platform and their alliance // Palaeobotanist. 1981. Vol. 28/29. P. 161—176.

Meyen S.V. Basic features of gymnosperm systematics and phylogeny as evidenced by fossil record // Bot. Rev. 1984. Vol. 50, N 1. P. 1—111.

Millay M.A., Taylor T.N. Paleozoic seed fern pollen organs // Ibid. 1979. Vol. 45. P. 301—375.

Moeliono B.M. Cauline or carpellary placentation among dicotyledons. 1. The cauline ovules of Centrosperms. Assen: Van Gorcum—Prakke, 1970. 292 p.

Mohana Rao P.R. Seed and fruit anatomy of Trochodendron aralioides // Phytomorphology. 1981. Vol. 31, N 1/2. P. 18—23.

Monteillet J., Lappartient J.-R. Fruits et graines du Cretacé supérieur des canières de Paki (Senégal) // Rev. Palaeobot. and Palynol. 1981. Vol. 34. P. 331—344.

Mosley M.F., Uhl N.W. Morphological studies of the Nymphaeaceae sensu lato. 15. The anatomy of the flower of Nelumbo // Bot. Jb. Syst. 1985. Bd. 106. S. 61—98.

Moussel B. Double fertilization in the genus Ephedra // Phytomorphology. 1978. Vol. 28, N 3. P. 336—344.

Mouton J.A. Sur la systematique foliare en paleobotanique // Bull. Soc. bot. France. 1967. Vol. 113, N 9. P. 492—502.

Mu Xi-jin. Early development of the endosperm in Kingdonia uniflora // Acta bot. sin. 1984. Vol. 26, N 6. P. 668—671.

Muhammad A.F., Sattler R. Vessel structure of Gnetum and the origin of angiosperms // Amer. J. Bot. 1982. Vol. 69, N 6. P. 1004—1021.

Müller H. Palynological investigations of Cretaceous sediments in northeastern Brazil // Proc. II West African Micropaleontol. Colloq. Leiden, 1966. P. 123—136.

Muller J. Palynological evidence on early differentiation of angiosperms // Biol. Rev. Cambridge Phil. Soc. 1970. Vol. 45. P. 417—450.

Muller J. A comparison of southeast Asian with European fossil angiosperm pollen floras // Symp. Orig. and Phytogeogr. Angiosperms. Lucknow: B. Sahni Inst. Palaeobot., 1974. N 1. P. 49—56.

Muller J. Significance of fossil pollen for angiosperm history // Ann. Mo. Bot. Gard. 1984. Vol. 71, N 2. P. 419—443.

Namboodiri K.K., Beck C.B. A comparative study of the primary vascular system of conifers // Amer. J. Bot. 1968. Vol. 55, N 4. P. 447—472.

Narayanaswami S. The structure and development of the caryopsis in some Indian millets. 1. Pennisetum typhoideum Rich // Phytomorphology. 1953. Vol. 3, N 1/2. P. 98—108.

Nathorst A.G. Beiträge zur Kenntnis einiger Mesozoischen Cycadophyten // Kgl. sven. vetenskapsakad. handl. 1902. Bd 36, N 4. S. 1—25.

Negbi M., Koller D. Homologies in the grass embryo. A reevaluation // Phytomorphology. 1962. Vol. 12, N 12. P. 289—296.

Neumayer H. Die Geschichte der Blüte // Abh. Zool.-bot. Ges. Wien. 1924. Bd. 14. S. 1—112.

Nikiticheva Z.J. The suspensor structure in some angiosperms // Proc. VII Intern. Cytoembryol. Symp. Bratislava, 1983. P. 279—282.

Nishida M. A petrified trunk of Bucklandia choshiensis sp. nov. from the Cretaceous of Choshi, Chiba prefecture, Japan // Phytomorphology. 1969. Vol. 19, N 1. P. 28—34.

Nishida M. Diagnostic characters between vesselles angiospermous woods and cycadean woods // Symp. Morphol. and Stratigr. Palaeobot. Lucknow: B. Sahni Inst. Palaeobot., 1974. N 2. P. 47—49.

Nishida H. A structurally preserved magnolialean fructification from mid-Cretaceous of Japan // Nature. 1985. Vol. 318, N 6041. P. 58—59.

Nishida M., Nishida H. Petrified woods from the Upper Cretaceous of Quiriquina Island // A report of the botanical survey to Bolivia and southern Chile. Chiba: Chiba Univ., 1985. P. 27—34.

Norstog K. Some aspects of spermatogenesis in Zamia // Phyta. 1982. D.D. Pant Commem. vol. P. 199—206.

Nowicke J.W., Skvarla J.J. Pollen morphology: the potential influence in higher order systematics // Ann. Mo. Bot. Gard. 1979. Vol. 66, N 4. P. 633—700.

Ohana T., Kimura T. Preliminary notes on the multicarpelous female flower with conduplicate carpels from the Upper Cretaceous of Hokkaido, Japan // Proc. Japan. Acad. 1987. Vol. 63 B. P. 175—178.

Ohri D., Khoshoo T.N. Genome size in gymnosperms // Plant Syst. and Evol. 1986. Vol. 153. P. 119—132.

Oishi S. A study on the cuticles of some Mesozoic gymnospermous plants from China and Manchuria // Sci. Rep. Tohoku Imp. Univ. Ser. 2. 1933. Vol. 12, N 2. P. 239—252.

Oishi S. The Mesozoic floras of Japan // J. Fac. Sci. Hokkaido Univ. 1940. Vol. 5. P. 123—480.

Oldham T.C.B. Flora of the Wealden plant

debris beds of England // Palaeontology. 1976. Vol. 19. P. 437—502.

Owens J.N., Blake M.D. The pollination mechanism of Sitka spruce (Picea sitchensis) // Canad. J. Bot. 1984. Vol. 62, N 6. P. 1136—1148.

Oyama T., Matsuo H. Notes on palmaean leaf from the Oarai flora (Upper Cretaceous) Oarai Machi, Ibaraki Prefecture, Japan // Trans. Palaeontol. Soc. Jap. N.S. 1964. Vol. 55. P. 241—246.

Pacini E., Franchi G.G., Hesse M. The tapetum: its form, function, and possible phylogeny in Embryophyta // Plant Syst. and Evol. 1985. Vol. 149, N 3/4. P. 155—185.

Pacltová B. Palynological study of Angiospermae from the Peruc Formation (?Albian—Lower Cenomanian) of Bohemia // Sb. geol. věd. 1971. Sv. 13. S. 105—141.

Pacltová B. Cretaceous angiosperms of Bohemia — central Europe // Bot. Rev. 1977. Vol. 43, N 1. P. 128—142.

Pankow H., Sothmann E. Histogenetische Untersuchungen an den weiblichen Blüten von Ginkgo biloba L. // Ber. Dt. bot. Ges. 1967. Bd. 80, N 4. S. 265—272.

Pant D.D. The classification of gymnospermous plants // Palaeobotanist. 1959. Vol. 6. P. 65—70.

Pant D.D. On the stem and attachment of Glossopteris leaves // Phytomorphology. 1968. Vol. 17. P. 351—359.

Pant D.D. The plant of Glossopteris // J. Ind. Bot. Soc. 1977. Vol. 56. P. 1—23.

Pant D.D. The lower Gondwana gymnosperms and their relationships // Rev. Palaeobot. and Palynol. 1982. Vol. 37. P. 55—70.

Pant D.D., Kidwai P.F. The origin and evolution of flowering plants // J. Ind. bot. Soc. A. 1978. Vol. 56. P. 242—274.

Pant D.D., Mehra B. On a cycadophyte leaf, Pteronilssonia gopalii gen. et sp. nov. from the Lower Gondwana of India // Palaeontographica B. 1963. Bd. 113. S. 126—134.

Pant D.D., Nautiyal D.D. Some seeds and sporangia of Glossopteris flora from Raniganj coalfield, India // Ibid. 1960. Bd. 107. S. 41—64.

Pant D.D., Nautiyal D.D. Cuticle and epidermis of recent Cycadales leaves, sporangia and seeds // Senckenberg. biol. 1963. Vol. 44, N 4. P. 257—336.

Pant D.D., Nautiyal D.D. Diphyllopteris verticillata Srivastava, the probable seedling of Glossopteris from the Palaeozoic of India // Rev. Palaeobot. and Palynol. 1987. Vol. 51, N 1/3. P. 31—36.

Pant D.D., Verma B.K. The cuticular structure of Noeggerathiopsis Feismantel and Cordaites Unger // Palaeontographica B. 1964. Bd. 115, N 1/3. S. 21—44.

Pauzé F., Sattler R. L'androcée centripète d'Ochna atropurpurea // Canad. J. Bot. 1978. Vol. 56, N 20. P. 2500—2511.

Pauzé F., Sattler R. La placention axillaire chez Ochna atropurpurea // Ibid. 1979. Vol. 57, N 2. P. 100—107.

Pearson H.H.W. Gnetales. Cambridge: Univ. press, 1929. 194 p.

Pedersen K.R., Friis E.M. Caytonanthus pollen from the the Lower and Middle Jurassic // Geoskrifter. 1986. Vol. 24. P. 255—266.

Pedersen K.R., Friis E.M., Crane P.R. Eucommiidites pollen in situ in Cretaceous reproductive structures // Abstracts 7 Intern. Palynol. Congress. Brisbane, 1988. P. 128.

Pellmyr O., Thien L.B. Insect reproduction and floral fragrances: keys to the evolution of the angiosperms? // Taxon. 1986. Vol. 35, N 1. P. 76—85.

Pennell R.I., Bell P.R. Microsporogenesis in Taxus baccata L. The formation of the tetrad and development of microspores // Ann. Bot. (Gr. Brit.). 1986. Vol. 57. P. 545—555.

Periasamy K., Muraganathan E.A. Ontogeny of palmately compound leaves in angiosperms: 1. Tebebuia pentaphylla Hense // Proc. Ind. Acad. Sci. Plant Sci. 1985. Vol. 95, N 6. P. 429—436.

Pettitt J.M. Pteridophytic features in some Lower Carboniferous seed megaspores // Bot. J. Linn. Soc. 1969. Vol. 62. P. 233—239.

Philipson W.R. Evolutionary lines within the dicotyledons // N.Z.J. Bot. 1974. Vol. 13. P. 73—91.

Philipson W.R. Is the grass gynoecium monocarpellary? // Amer. J. Bot. 1985. Vol. 72, N 2. P. 1954—1961.

Philomen P.A., Shah C.K. Unusual germination and seedling development in two monocotyledonous dicotyledons // Proc. Ind. Acad. Sci. Plant. Sci. 1985. Vol. 95, N 4. P. 221—225.

Playford G., Rigby J.F., Archibald D.C. A Middle Triassic flora from the Moolayember Formation, Bowen Basin, Queensland // Geol. Surv. Queensland Publ. 1982. Vol. 380. P. 1—52.

Plumstead E.P. Description of two new genera and six new species of fructifications borne on Glossopteris leaves // Trans. Geol. Soc. S. Afr. 1952. Vol. 55. P. 281—328.

Plumstead E.P. Bisexual fructifications borne on Glossopteris leaves from South Africa // Palaeontographica B. 1956. Bd. 100. S. 1—25.

Pocock S.A.J., Vasanthy G. Cornetipollis reticulata, a new pollen with angiospermid features from Upper Triassic (Carnian) sediments of Arizona (U.S.A.) with notes on Equisetosporites // Rev. Palaeobot. Palynol. 1988. Vol. 55. P. 337—356.

Potonié R., Schweitzer H.I. Der Pollen von Ulmannia frumentaria // Paläontol. Ztschr. 1960. Bd. 34, N 1. S. 27—39.

Prakash U. A survey of fossil dicotyledonous woods from India and the Far East // J. Paleontol. 1965. Vol. 39, N 5. P. 815—827.

Quinn C.J. Gametophyte development and embryogeny in the Podocarpaceae. 3. Dacrydium bidwillii // Phytomorphology. 1966. Vol. 16, N 1. P. 81—91.

Rao A.R. On an abnormal flower of Convolvulus pluricaulis Chois // Curr. Sci. 1935. Vol. 4. P. 414—415.

Rao L.N. Cycas beddomei Dyer // Proc. Ind. Acad. Sci. 1974. Vol. 79, N 2. P. 59—66.

Rasmussen H. Stomatal development in families of Liliales // Bot. Jb. Syst. Pflanzengesch. und Pflanzengeogr. 1983. Bd. 104, N 2. S. 261—287.

Ratter J.A., Milne C. Chromosome numbers of some primitive angiosperms // Notes Roy. Bot. Gard. Edinburgh, 1973. Vol. 32, N 3. P. 423—428.

Reid E., Chandler M.E.J. The London Clay flora. L.: Brit. Mus. (Natur. Hist.), 1933. 561 p.

Reihman M.A., Schabilon J.T. Stomatal structu-

re of Alethopteris ullivantii and Neuropteris scheuchzeri, Pennsylvanian pteridosperm foliage // Amer. J. Bot. 1985. Vol. 72, N 9. P. 1392—1396.

Retallack G.J. Middle Triassic megafossil plants from Long Gully, near Otemata, north Otago, New Zealand // J. Roy. Soc. N.Z. 1983. Vol. 11, N 3. P. 167—200.

Retallack G., Dilcher D.L. Arguments for a glossopterid ancestry of angiosperms // Paleobiology. 1981a. Vol. 7, N 1. P. 54—67.

Ratallack G., Dilcher D.L. A coastal hypothesis for the dispersal and rise to dominance of flowering plants // Paleobotany, paleoecology and evolution. N.Y.: Praeger, 1981b. Vol. 2. P. 27—77.

Retallack G., Dilcher D.L. Early angiosperm reproduction: Prisca reynoldsii gen. et sp. nov. from mid-Cretaceous coastal deposits, Kansas, USA // Palaeontographica. B. 1981c. Bd. 179. P. 103—137.

Reymanówna M. On seeds containing Eucommiidites troedsonii pollen from the Jurassic of Groec, Poland // Bot. J. Linn. Soc. 1968. Vol. 61, N 384. P. 147—152.

Reymanówna M. On anatomy and morphology of Caytonia // Symp. Morphol. Stratigr. and Palaeobot. Lucknow: B. Sahni Inst. Palaeobot., 1974. N 2. P. 50—57.

Rigby J.E. Occurrence of Glossopteridae fructifications at Baralaba, Queensland and their evolution // Nature. 1962. Vol. 195, N 4837. P. 196—198.

Rigby J.F. Permian glossopterid and other cycadopsid fructifications from Queensland // Geol. Surv. Queensl. Publ. 1978. Vol. 367. P. 3—27.

Rodin R.J. Leaf structure and evolution in American species of Gnetum // Phytomorphology. 1966. Vol. 16. P. 56—58.

Rohr R. Étude comparée de la formation de l'exine au cours de la microsporogénèse chez une gymnosperme (Taxus boccata) et une prephanerogame (Ginkgo biloba) // Cytologia. 1977. Vol. 42. P. 157—167.

Rohweder O. Karpellbau und Synkarpie bei Ranunculaceen // Ber. Schweiz. bot. Ges. 1967. Bd. 77. S. 376—425.

Romero E.J., Archangelsky S. Early Cretaceous angiosperm leaves from southern South America // Science. 1986. Vol. 234, N 4783. P. 1580—1582.

Roselt C. Untersuchungen zur Gattung Callipteris. 1—2 // Freiberger Forsch. C. 1962. Bd. 131. S. 1—81.

Rothwell G.W. The Callistophytaceae (Pteridospermopsida). 2, Reproductive features // Palaeontographica B. 1980. Bd. 173. S. 85—106.

Rothwell G.W. Cordaianthus duquesnensis sp.n., anatomically preserved ovulate cone from the Upper Pennsylvanian of Ohio // Amer. J. Bot. 1982a. Vol. 69, N 2. P. 239—247.

Rothwell G.W. New interpretation of the earliest conifers // Rev. Palaeobot. and Palynol. 1982b. Vol. 37. P. 7—28.

Rothwell G.W., Erwin D.M. Origin of seed plants: an aneurophyte / seed fern link elaborated // Amer. J. Bot. 1987. Vol. 74, N 6. P. 970—973.

Rothwell G.W., Warner S. Cordaixylon dumusum n. sp. (Cordaites). 1. Vegetative structures // Bot. Gaz. 1984. Vol. 145, N 2. P. 275—291.

Roy Chowdhury C. The embryogeny of conifers: A review // Phytomorphology. 1962. Vol. 12. P. 313—338.

Rüffle L. Wachstum-Modus und Blat-Morphologie bei altertümlichen Fagales und Hamamelidales der Kreide und Gegenwart // 100 Jahre Arboretum, 1879—1979. B., 1980a. S. 329—341.

Rüffle L. Merkmals-Enkapsis und Homologie-Kriterien bei älteren Angiospermen und ihre Herkunf // Schr. geol. Wiss. Berlin. 1980b. Bd. 16. S. 417—439.

Rugenstein S.R., Lersten N.R. Stomata on seeds and fruits of Bauhinia (Leguminosae: Caesalpinioideae) // Amer. J. Bot. 1981. Vol. 68, N 6. P. 873—876.

Rutishauser R., Sattler R. Complementarity and heuristic value of contrasting models in structural botany. 1. General considerations // Bot. Jb. Syst. 1985. Bd. 107, N 1/4. S. 415—455.

Rutishauser R., Sattler R. Architecture and development of the phyllode-stipule whorls of Acacia longipedunculata: controversial interpretation and continuum approach // Canad. J. Bot. 1986. Vol. 64. P. 1987—2019.

Sabato S., De Luca P. Evolutionary trends in Dion (Zamiaceae) // Amer. J. Bot. 1985. Vol. 72, N 9. P. 1353—1363.

Salard M. Contribution à la connaissance de la flore fossile de la Nouvelle Caledonie // Palaeontographica B. 1968. Bd. 124, N 1/3. S. 1—44.

Sampson F.B. Studies in the Monimiaceae. 1 Floral morphology and gametophyte development of Hedycarya arborea J.R. et G. Frost (subfamily Monimioideae) // Austral. J. Bot. 1969. Vol. 17. P. 403—424.

Samylina V.A. Early Cretaceous angiosperms of the Soviet Union based on leaf and fruit remains // Bot. J. Linn. Soc. 1968. Vol. 61. P. 207—218.

Sanwal M. Morphology and embryogeny of Gnetum gnemon L. // Phytomorphology. 1962. Vol. 12. P. 243—264.

Satija S., Goyal S.C., Pillai A. Seedling anatomy of some Asclepadaceae // Proc. Ind. Acad. Sci. Plant. Sci. 1985. Vol. 95, N 3. P. 147—153.

Sattler R. A new approach to gynoecial morphology // Phytomorphology. 1974a. Vol. 24, N 1/2. P. 23—34.

Sattler R.A. A new conception of the shoot of higher plants // J. Theor. Biol. 1974b. Vol. 47. P. 367—382.

Sattler R. "Fusion" and "continuity" in floral morphology // Notes Roy. Bot. Gard. Edinburgh. 1978. Vol. 36. P. 397—405.

Sattler R., Maier U. Development of the epiphyllous appendages of Begonia hispida var. cucullifera: implications for comparative morphology // Canad. J. Bot. 1977. Vol. 55. N 4. P. 411—425.

Sattler R., Perlin L. Floral development of Bougainvillea spectabilis Willd., Boerhaavia diffusa L. and Mirabilis jalapa L. (Nyctaginaceae) // Bot. J. Linn. Soc. 1982. Vol. 84, N 3. P. 161—182.

Saunders E.R. On carpel polymorphism // Ann. Bot. 1925. Vol. 39. P. 123—167.

Schaarschmidt F. Zur Nomenklatur männlicher Koniferen—Fruktifikationen // Cour. Forsch.-Inst. Senckenberg. 1973. Bd. 1. S. 17—19.

Schenk A. Die fossile Flora der Grenzschichten des Keupers und Lias Frankens 5—9. Wiesbaden, 1867. 231 S.

Schmid R. On Cornerian and other terminology of angiospermous and gymnospermous seed coats: historical persperctives and terminological recomendations // Taxon. 1986. Vol. 35. P. 476—491.

Schoemaker R.E. Fossil fig-like objects from the Upper Cretaceuos sediments of the western interior of North America // Palaeontographica 1977. Bd. 161, N 5/6. S. 165—175.

Schopf J.M. Morphologic interpretation of fertile structures of glossopetrid gymnosperms // Rev. Palaeobot. Palynol. 1976. Vol. 21. P. 25—64.

Schopf J.M. Forms and facies of Vertebraria in relation to Gondwana coal // Antarct. Res. Ser. 1982. Vol. 36, N 3. P. 37—62.

Schultze-Motel W. Entwicklungsgeschichtliche und vergleichend-morphologische Untersuchungen im Blütenbereich der Cyperaceae // Bot. Jb. 1959. Bd. 78. S. 129—170.

Schweitzer H.-J. Der weibliche Zapfen von Pseudovoltzia liebeana und seine Bedeutung für die Phylogenie der Koniferen // Palaeontographica B. 1963. Bd. 113. S. 1—29.

Schweitzer H.-J. Die Rätische Zwitterblüte Irania hermaphroditica nov. spec. und. ihre Bedeutung für die Phylogenie der Angiospermen // Ibid. 1977. Bd. 161. S. 98—145.

Scott A.C., Taylor T.N. Plant/animal interactions during the Upper Carboniferous // Bot. Rev. 1983. Vol. 49. P. 259—307.

Scott D.H. The evolution of plants. L.: Williams & Norgate, 1911. 256 p.

Scott R.A., Barghoorn E.S. Phytocrene microcarpa — a new species of Icacinaceae based on Cretaceous fruits from Kreischerville, New York // Palaeobotanist. 1958. Vol. 6. P. 25—28.

Scott R.A., Barghoorn E.S., Leopold E. How old are angiosperms? // Amer. J. Sci. A. 1960. Vol. 258. P. 284—299.

Serlin B.S. On the structure of Cardiocarpus tritolopus, a cordaite seed from the Lower-Middle Pennsylvanian of Kentucky // Rev. Palaeobot. and Palynol. 1982a. Vol. 36. P. 297—304.

Serlin B.S. An Early Cretaceous fossil flora from northwest Texas: its composition and implications // Palaeontographica B. 1982b. Bd. 182, N 1/3. P. 52—86.

Seward A.C. Catalogue of the Mesozoic plants in the Department of geology, British Museum Natural History. The Wealden flora. L.: Brit. Mus. (Natur. Hist.), 1894—1895. Pt 1. 384 p.; Pt 2. 259 p.

Seward A.C. Fossil plants. 3. Pteridospermeae, Cycadofilices, Cordaitales, Cycadophyta. Cambridge: Univ. press, 1917. 656 p.

Seward A.C. The Cretaceous plant-bearing rocks of western Greenland // Phil. Trans. Roy. Soc. London. B. 1926. Vol. 215. P. 57—174.

Seward A.C., Conway V.M. Additional Cretaceous plants from western Greenland // Kgl. sven. vetenskapsakad. handl. 1935. Bd 15. S. 1—51.

Seward A.C., Gowan J. The Maidenhair tree (Ginkgo biloba L.) // Ann. Bot. (Gr. Brit.). 1900. Vol. 14. P. 109—154.

Sharma B.D. On the structure of seeds of Williamsonia collected from the Middle Jurassic rocks of Amarjola in the Rajmahal Hills, India // Ann. Bot. (Gr. Brit.). 1970. Vol. 34. P. 1071—1078.

Sharma B.D. Observations on Williamsonia sewardiana Sahni from Amarjola, Rajmahal Hills, India // Čas. miner. a geol. 1975. Vol. 20. P. 31—38.

Shashi N., Ueno J. Pollen morphology of Ginkgo biloba and Cycas revoluta // Canad. J. Bot. 1986. Vol. 64. P. 3075—3078.

Shimakura M. Studies on the fossil woods from Japan and adjacent lands, 2 // Sci. Rep. Tohoku Imp. Univ. Sendai. Ser. 2. 1937. Vol. 19, N 1. P. 1—73.

Singh H., Maheshwari K. A contribution to the embryology of Ephedra gerardiana Well.// Phytomorphology. 1962. Vol. 12, N 4. P. 361—372.

Singh H., Oberoi Y.P. A contribution to the life history of Biota orientalis Endl. // Ibid. 1962. Vol. 12, N 4. P. 373—393.

Singh V., Singh A. Floral organogenesis in Cinnamomum camphora // Ibid. 1985. Vol. 35, N 1/2. P. 61—67.

Sinnott E.W. The morphology and reproductive structures in the Podocarpaceae // Ann. Bot. (Gr. Brit.). 1913. Vol. 27. P. 39—82.

Sinnott E.W., Bailey I.W. Investigations on the phylogeny of the angiosperms. 4. The origin and despersal of herbaceous angiosperms // Ibid. 1914. Vol. 28. P. 547—600.

Sitholey R.V. The Mesozoic and Tertiary floras of India — a review // Palaeobotanist. 1954. Vol. 3. P. 55—69.

Skipworth J.P. Development of floral vasculature in the Magnoliaceae // Phytomorphology. 1970. Vol. 20. P. 228—236.

Smith F.G. Morphology of the trunk and development of the microsporangium of cycads // Bot. Gaz. 1907. Vol. 43, N 3. P 187—204.

Smoot E.L. Phloem anatomy of the Carboniferous pteridosperm Medullosa and evolutionary trends in gymnosperm phloem // Ibid. 1984. Vol. 145, N 4. P. 550—564.

Smoot E.L., Taylor T.N. The petrified pteridosperm stem Medullosa anglica from the Pennsylvanian of North America // Palaeontology. 1981. Vol. 24, pt 3. P. 647—653.

Smoot E.L., Taylor T.N. Studies on Carboniferous seeds: the relationship of the integument and nucellus in Pachytesta gigantea // Rev. Palaeobot. and Palynol. 1983/1984. Vol. 40. P. 165—176.

Smoot E.L., Taylor T.N., Delevoryas T. Structurally preserved fossil plants from Antarctica. 1. Antarcticycas, gen. nov. a Triassic cycad stem from the Beardmore Glacier area // Amer. J. Bot. 1985. Vol. 72. P. 1410—1423.

Spicer R.A. Comparative leaf architectural analysis of Cretaceous radiating angiosperms // Systematic and taxonomic approaches in palaeobotany. Oxford: University press, 1987. P. 221—232.

Sporne K.R. The morphology of angiosperms. L.: Hutchinson, 1974. 207 p.

Srivastava S.K. Evolution of Upper Cretaceous phytogeoprovinces and their pollen flora // Rev. Palaeobot. and Palynol. 1981. Vol. 35. P. 155—173.

Stanton M.L., Snow A.A., Handel S.N. Floral evolution: attractiveness to pollinators increases male fitness // Science. 1986. Vol. 232, N 4738. P. 1625—1627.

Stebbins G.L. The probable growth habit of the earliest flowering plants // Ann. Mo. Bot. Gard.

1965. Vol. 52. P. 457—468.

Stebbins G.L. Flowering plants. Evolution above species level. Cambridge (Mass.): Harvard Univ. press, 1974. 397 p.

Stein W.E.(Jr.), Beck C.B. Bostonia perplex gen. et sp. nov., a calamopityan axis from the New Albany shale of Kentucky // Amer. J. Bot. 1978. Vol. 65. P. 459—465.

Sterling C. Comparative morphology of the carpel in the Rosaceae, IV // Amer. J. Bot. 1965. Vol. 52. P. 938—946.

Sterling C. Comparative morphology of the carpel in the Rosaceae. 10, Evaluation and summary // Österr. bot. Ztschr. 1969. Bd. 116. S. 46—54.

Sterling C. Comparative morphology of the carpel in the Liliaceae: Colchicae (Androcymbium) // Bot. J. Linn. Soc. 1973. Vol. 67. P. 149—156.

Stevens P.F. Evolutionary classification in botany, 1960—1985 // J. Arnold. Arbor. 1986. Vol. 67, N 3. P. 313—339.

Stevenson D.W. Radial growth in Beaucarnea recurvata // Amer. J. Bot. 1980a. Vol. 67, N 4. P. 476—489.

Stevenson D.W. Radial growth in the Cycadales // Ibid. 1980b. Vol. 67, N 4. P. 465—475.

Stevenson D.W. Observations on ptyxis, phenology, and trichomes in the Cycadales // Ibid. 1981. Vol. 68, N 8. P. 1104—1114.

Stewart W., Delevoryas T. Bases for determining relationships among the Medullosaceae // Amer. J. Bot. 1952. Vol. 39, N 7. P. 505—516.

Stidd B.M., Hall J.W. Callandrium callistophytoides, gen. et sp. nov., the probable pollen-bearing organ of the seed fern, Callistophyton // Ibid. 1970. Vol. 57, N 4. P. 394—403.

Stipancic P.N., Bonetti M.J.R. Las especies del genero "Saportaea" del Triassico de Barreal (San Juan) // Rev. Mus. argent. Paleontologia. 1965. Vol. 1, N 4. P. 81—114.

Stockmans E., Willière Y. Que sait-on de l'apparation de Angiospermes? // Natur. belg. 1962. Vol. 43, N 6. P. 237—256.

Stopes M.C. Petrifications of the earliest European angiosperms // Phil. Trans. Roy. Soc. London. B. 1912. Vol. 203. P. 75—100.

Stopes M.C. Catalogue of the Mesozoic plants in the British Museum. The Cretaceous flora. L.: Brit. Mus. (Natur. Hist.), 1915. Pt 2: Lower Greensand (Aptian) plants of Britain. 360 p.

Stopes M.C., Fujii K. Studies on the structure and affinities of Cretaceous plants // Phil. Trans. Roy. Soc. London. B. 1911. Vol. 201. P. 1—90.

Strauss S.H., Ledig E.T. Seedling architecture and life history evolution in pines // Amer. Natur. 1985. Vol. 125, N 5. P. 702—715.

Stubblefield S.P., Rothwell G.W., Taylor T.N. Conostoma williamsonii n. sp., a lagenostomalean ovule from the Pennsylvanian of the Illinois Basin // Canad. J. Bot. 1984. Vol. 62, N 1. P. 96—101.

Stubblefield S.P., Taylor T.N., Daghlian C.P. Compressed plants from the Lower Pennsylvanian of Kentucky (USA). 1. Crossotheca kentuckiensis n. sp. // Rev. Palaeobot. and Palynol. 1982. Vol. 36. P. 197—204.

Stützel T. Die epipetalen Drüen der Gattung Eriocaulon (Eriocaulaceae) // Beitr. Biol. Pflanz. 1985. Bd. 60, N 2. S. 271—276.

Surange K.R. The fructification of Glossopteridales // Aspects and appraisal of Indian palaeobotany. Lucknow: B. Sahni Inst. Palaeobot., 1974. P. 154—162.

Surange K.R., Chandra S. Morphology of the gymnospermous fructifications of the Glossopteris flora and their relationships // Palaeontographica B. 1975. Bd. 149. S. 153—180.

Swamy B.G.L., Periasamy K. The concept of conduplicate carpel // Phytomorphology. 1964. Vol. 14. P. 319—327.

Takaso T., Bouman F. Ovule ontogeny and seed development in Potamogeton natans L. (Potamogetonaceae) with a note on the campylotropous ovule // Acta bot. neer. 1984. Vol. 33, N 4. P. 519—533.

Takaso T., Bouman F. Ovule and seed ontogeny in Gnetum gnemon L. // Bot. Mag. Tokyo. 1986. Vol. 99. P. 241—266.

Takeda H. Some points in the anatomy of the leaf of Welwitschia mirabilis // Ann. Bot. (Gr. Brit.). 1913. Vol. 27. P. 347—357.

Takhtajan A.L. Outline of the classification of flowering plants // Bot. Rev. 1980. Vol. 46. P. 225—359.

Tamura M. Morphology, ecology and phylogeny of the Ranunculaceae. 1 // Sci. Rep. Osaka Univ. 1963. Vol. 11. P. 115—126.

Tang W. Insect pollination in the cycad Zamia pumila (Zamiaceae) // Amer. J. Bot. 1987. Vol. 74, N 1. P. 90—99.

Taylor T.N. Palaeozoic seed studies: a monograph of the American species of Pachytesta // Palaeontographica B. 1965. Bd. 117. S. 1—46.

Taylor T.N. A consideration of the morphology, ultrastructure and multicellular microgametophyte of Cycadeoidea dacotensis pollen // Rev. Palaeobot. and Palynol. 1973. Vol. 16. P. 157—165.

Taylor T.N. Palaeobotany. An introduction to fossil plant biology. N.Y. etc.: McGraw-Hill, 1981. 589 p.

Taylor T.N. Ultrastructural studies of Paleozoic seed fern pollen: Sporoderm development // Rev. Palaeobot. and Palynol. 1982. Vol. 37. P. 29—53.

Taylor T.N., Alvin K.L. Ultrastructure and development of Mesozoic pollen: Classopollis // Amer. J. Bot. 1984. Vol. 71, N 4. P. 575—587.

Taylor T.N., Archangelsky S. The Cretaceous pteridosperms Ruflorinia and Ktalenia and implications on cupule and carpel evolution // Ibid. 1985. Vol. 72. P. 1842—1853.

Taylor T.N., Daghlian C.P. The morphology and ultrastructure of Gothania (Cordaitales) pollen // Ibid. 1980. Vol. 29. P. 1—14.

Taylor T.N., Delevoryas T., Hope R. Pollen cones from the Late Triassic of North America and implications on conifer evolution // Ibid. 1987. Vol. 53. P. 141—149.

Taylor T.N., Eggert D.A. On the structure and relationships of a new Pennsylvanian species of Pachytesta // Palaeontology. 1969. Vol. 12. P. 382—387.

Taylor T.N., Millay M.A. Morphological variability of Pennsylvanian Lyginopteroid seed ferns // Rev. Palaeobot. and Palynol. 1981. Vol. 32. P. 27—62.

Teixeira C. Flora mesozóica portuguesa // Port. Serv. Geol. 1948. Pt. 1. P. 1—118.

Terabayashi S. The comparative floral anatomy and systematics of the Berberidaceae // Mem. Fac. Sci. Kyoto Univ. Ser. Biol. 1985. Vol. 10. P. 73—90.

Thayn G.F., Tidwell W.D. A review of the genus Paraphyllanthoxylon // Rev. Palaeobot. and Palynol. 1984. Vol. 43. P. 321—335.

Thayn G.F., Tidwell W.D., Stokes W.L. Flora of the Lower Cretaceous Cedar Mountain Formation of Utah and Colorado. 1. Paraphyllantoxylon utahense // Gr. Basin Natur. 1983. Vol. 43, N 3. P. 394—402.

Thayn G.F., Tidwell W.D., Stokes W.L. Flora of the Lower Cretaceous Cedar Mountain Formation of Utah and Colorado. 3, Icacinoxylon pittiense n. sp. // Amer. J. Bot. 1985. Vol. 72, N 2. P. 175—180.

Thien L.B., Bernhardt P., Pellmyr O. et al. The pollination of Zygogynum (Winteraceae) by a moth, Sabatinca (Micropterigidae): An ancient association? // Science. 1985. Vol. 227, N 4686. P. 540—542.

Thoday M.G., Berridge E.M. The anatomy and morphology of inflorescences and flowers in Ephedra // Ann. Bot. (Gr. Brit.). 1912. Vol. 26. P. 953—979.

Thomas H.H. The Caytoniales, a new group of angiospermous plants from the Jurassic rocks of Yorkshire // Phil. Trans. Roy. Soc. London. B. 1925. Vol. 213. P. 299—363.

Thomas H.H. The early evolution of the angiosperms // Ann. Bot. (Gr. Brit.). 1931. Vol. 45, N 180.

Thomas H.H. The old morphology and the new // Proc. Linn. Soc. London. 1932/1933. Pt. 1. P. 17—32.

Thomas H.H. On some petridospermous plants from the Mesozoic rocks of South Africa // Phil. Trans. Roy. Soc. London. B. 1933. Vol. 222. P. 193—265.

Thomas H.H. A Glossopteris with whorled leaves // Palaebotanist. 1952. Vol. 1. P. 435—438.

Thomas H.H. Mesozoic pteridosperms // Phytomorphology. 1955. Vol. 5. P. 177—185.

Thomas H.H., Bancroft N. On the cuticles of some recent and fossil cycadean fronds // Trans. Linn. Soc. London. (Bot.). 1913. Vol. 8. P. 155—204.

Thorne R.F. The "Amentiferae" or Hamamelidae as an artificial group: a summary statement // Brittonia. 1973. Vol. 25, N 4. P. 395—405.

Thorne R.F. A phylogenetic classification of angiosperms // Evolutionary biology. N.Y.: Plenum press, 1976. Vol. 9. P. 35—100.

Tiffney B.H. Dicotyledonous angiosperm flower from the Upper Cretaceous of Martha's Vineyard, Massachusetts // Nature. 1977. Vol. 265. P. 136—137.

Tiffney B.H. Seed size, dispersal syndromes, and the rise of angiosperms: evidence and hypothesis // Ann. Mo. Bot. Gard. 1984. Vol. 71, N 2. P. 551—576.

Tilton V.R. The nucellar epidermis and micropyle of Ornithogalum caudatum (Liliaceae) with a review of these structures in other taxa // Canad. J. Bot. 1980. Vol. 58, N 17. P. 1872—1884.

Tomlinson P.B. Development of stomatal complex as taxonomic character in the monocotyledons // Taxon. 1974. Vol. 23. P. 109—128.

Tomlinson P.B., Wilder G.J. Systematic anatomy of Cyclanthaceae (Monocotyledoneae) — an overview // Bot. Gaz. 1984. Vol. 145, N 4. P. 535—549.

Tosh K.J., Powell G.R. Proliferated, bisporangiate, and other atypical cones occurring on young plantationgrowth Larix laricina // Canad. J. Bot. 1986. Vol. 64, N 3. P. 469—475.

Townrow J.A. A new member of Corystospermaceae Thomas // Ann. Bot. (Gr. Brit.). 1965. Vol. 29, N 115. P. 495—511.

Townrow J.A. On Rissikia and Matoia, podocarpaceous conifers from the Lower Mesozoic of southern lands // Pap. Roy. Soc. Tasmania. 1967. Vol. 101. P. 103—125.

Trevisan L. Ultrastructural notes and considerations on Ephedripites, Eucommiidites and Monosulcites pollen grains from Lower Cretaceous sediments of southern Tuscany (Italy) // Pollen et spores. 1980. Vol. 22, N 1. P. 85—132.

Trivett M.L., Rothwell G.W. Morphology, systematics and paleoecology of Paleozoic fossil plants: Mesoxylon priapi, sp. nov. (Cordaitales) // Syst. Bot. 1985. Vol. 10, N 2. P. 205—223.

Troll W. Morphologie der schildförmigen Blätter // Planta. 1932. Vol. 17. P. 153—314.

Troll W. Die morphologische Natur der Karpelle // Chronica Bot. 1939. Vol. 5. P. 38—41.

Tucker S.C. Ontogeny of the floral apex of Michelia fuscata // Amer. J. Bot. 1960. Vol. 47. P. 266—277.

Tucker S.C. Floral development in Saururus cernuus (Saururaceae). 1. Floral initiation and stamen development // Ibid. 1975. Vol. 69, N 9. P. 993—1007.

Tucker S.C. Floral development in Saururus cernuus (Saururaceae). 2, Carpel initiation and floral vasculature // Ibid. 1976. Vol. 63, N 2. P. 289—301.

Tucker S.C. Inflorescence and floral development in Houttuynia cordata (Saururaceae) // Ibid. 1981. Vol. 68, N 8. P. 1017—1032.

Tucker S.C. Inflorescence and flower development in the Piperaceae. 2. Floral ontogeny of Piper // Ibid. 1982. Vol. 69, N 9. P. 1384—1401.

Tucker S.C. Initiation and development of inflorescence and flower in Anemopsis californica (Saururaceae) // Ibid. 1985. Vol. 72, N 1. P. 20—31.

Tucker S.C. Inflorescence and flower development in the Piperaceae. 1. Peperomia // Ibid. 1986. Vol. 67, N 5. P. 686—702.

Tucker S.C., Gifford E.M. Carpel vascularization of Drimys lanceolata // Phytomorphology. 1974. Vol. 14, N 2. P. 197—203.

Uhl N.W. Inflorescence and flower structure in Nypa fruticans (Palmae) // Amer. J. Bot. 1972. Vol. 59, N 7. P. 729—743.

Uhl N.W. Developmental studies in Ptychospermae (Palmae). 2, The staminate and pistillate flowers // Ibid. 1976. Vol. 63, N 1. P. 97—109.

Upchurch G.R. (Jr.) Cuticle evolution in Early Cretaceous angiosperms from the Potomac Group of Virginia and Maryland // Ann. Mo. Bot. Gard. 1984. Vol. 71, N 2. P. 522—550.

Van Campo M. Précisions nouvelles sur les structures comparées des pollens de Gymnospermes et d'Angiospermes // C.r. Hebd. séances Acad. sci. D. 1971. Vol. 272. P. 2071—2074.

Vasanthy G., Pocock S.A.J. Radial through rotated symmetry of striate pollen of the Acanthaceae // Canad. J. Bot. 1986. Vol. 64. P. 3050—3058.

Vasil I.K., Johri M.M. The style, stigma and pollen tube. 1 // Phytomorphology. 1964. Vol. 14, N 3. P. 352—369.

Vaudois B. Archégone et sac embryonnaire (développement d'une conception récente) // Ann. Biol. 1981. Vol. 20, N 2. P. 7—9.

Velenovsky J. Kvetena Českego Cenomanu // Kgl. Böhm. Ges. wiss. Abh. 1889. Bd. 3. S. 1—75.

Velenovsky J., Viniklar L. Flora cretacea Bohemiae, 1. Praha, 1926. 57 p.

Venturelli M. Estudos embriologicos em Loranthaceae: Struthanthus flexicaulis Mart. // Rev. bras. bot. 1984. Vol. 7, N 2. P. 107—119.

Vijayaraghavan M.R. Morphology and embryology of a vesselless dicotyledon — Sarcandra irvingbailleyi Swamy, and systematic position of the Chloranthaceae // Phytomorphology. 1964. Vol. 42, N 3. P. 429—441.

Vink W. The Winteraceae of the Old World. 3. Notes on the ovary of Takhtajania // Blumea. 1978. Vol. 24. P. 521—525.

Vishnu-Mittre. A male flower of the Pentoxyleae with remarks on the structure of the female cones of the group // Palaeobotanist. 1953. Vol. 2. P. 75—84.

Van Konijnenburg – van Cittert J.H.A. In situ gymnosperm pollen from the Middle Jurassic of Yorkshire // Acta Bot. Neerl. 1971. Vol. 20. P. 1—97.

Waha M. Ultrastructure und systematische Bedeutung des Pollens bei Bocageopsis, Ephedranthus, Malmea und Unonopsis (Annonaceae) // Plant. Syst. and Evol. 1985. Vol. 150, N 3/4. P. 165—177.

Waha M. Sporoderm development of pollen tetrads in Asimina triloba (Annonaceae) // Pollen et spores. 1987. Vol. 29. P. 31—44.

Walker J.W. Chromosome number, phylogeny, phytogeography of the Annonaceae and their bearing on the (original) basic chromosome numbers of angiosperms // Taxon. 1972. Vol. 21, N 1. P. 57—65.

Walker J.W. Evolution of exine structure in the pollen of primitive angiosperms // Amer. J. Bot. 1974a. Vol. 61, N 8. P. 891—902.

Walker J.W. Aperture evolution in the pollen of primitive angiosperms // Ibid. 1974b. Vol. 61, N 10. P. 1112—1136.

Walker J.W., Brenner G.J., Walker A.G. Winteraceous pollen in the Lower Cretaceous of Israel: early evidence of a magnolialean angiosperm family // Science. 1983. Vol. 220, N 4603. P. 1273—1275.

Walker J.W., Walker A.G. Ultrastructure of Lower Cretaceous angiosperm pollen and the origin and early evolution of flowering plants // Ann. Mo. Bot. Gard. 1984. Vol. 71, N 2. P. 464—521.

Walkom A.B. Mesozoic floras of Quensland. The floras of the Barrum and Styx River Series // Queensland Geol. Surv. 1919. Vol. 263. P. 1—77.

Walton J., Wilson J.A.R. On the structure of Vertebraria // Proc. Roy. Soc. Edinburgh. 1932. Vol. 52, N 2. P. 200—207.

Ward J.V. Early Cretaceous angiosperm pollen from the Cheyenne and Kiowa Formation (Albian) of Kansas, USA // Palaeontographica B. 1986. Vol. 202, N 1/6. P. 1—81.

Ward L.F. Status of the Mesozoic floras of the United States // US Geol. Surv. Monogr. 1905. Vol. 48, pt 1. P. 1—119.

Watson J. The Cheirolepidiaceae: a short review // Phyta. 1982. D.D. Pant Commem. vol. P. 265—273.

Wettstein R. Die Entwicklung der Blüte der angiospermen Pflanzen aus derjenigen der Gymnospermen // Wissen für alle. 1907. N 45. S. 705—708.

Wettstein R. Handbuch der systematischen Botanik. 4. Ausg. Leipzig; Wien., 1935. 1152 S.

Wieland G.R. American fossil cycads // Carnegie Inst. Wash. Publ. 1906. Vol. 34. P. 1—296.

Wiggins V.D. Expressipollis striatus n. sp. to Anacolosidites striatus n. sp. An Upper Creatceous example of suggested pollen aperture evolution // Grana. 1982. Vol. 21. P. 39—49.

Wilder G.J. Anatomy of noncostal portion of lamina in the Cyclanthaceae (Monocotyledoneae). 1. Epidermis // Bot. Gaz. 1985. Vol. 146, N 1. P. 82—105.

Wilson C.L. The phylogeny of the stamen // Amer. J. Bot. 1937. Vol. 24. P. 686—699.

Wing S.L., Tiffney B.H. The reciprocal interaction of angiosperm evolution and tetrapod herbivory // Rev. Palaeobot. Palynol. 1987. Vol. 50. P. 179—210.

Wodehouse R.P. Pollen grains, their structure, identification and significance in science and medicine. N.Y.: Mc Grow-Hill, 1935. 574 p.

Wolfe J.A., Upchurch G.R. North American nonmarine climates and vegetation during the Late Cretaceous // Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol. 1987. Vol. 61. P. 33—77.

Worsdell W.C. The structure of the female "flower" in Coniferae. A historical study // Ann. Bot. (Gr. Brit.). 1900a. Vol. 14. P. 39—82.

Worsdell W.C. The affinities of the Mesozoic fossil Bennettites gibsonianus Carr. // Ibid. 1900b. Vol. 14. P. 717—721.

Wu Xiang-wu, He Yuan-liang, Mei Sheng-wu. Discovery of Ephedrites from the Lower Jurassic Xiaomeigou Formation, Qinghai // Acta Palaeobot. Palynol. Sinica. 1986. N 1. P. 19—28.

Zavada M. Comparative morphology of monocot pollen and evolution trends of apertures and wall structures // Bot. Rev. 1983. Vol. 49. N 4. P. 331—379.

Zavada M.S. Angiosperm origins and evolution based on dispersed fossil pollen ultrastructure // Ann. Mo. Bot. Gard. 1984a. Vol. 71, N 2. P. 444—463.

Zavada M.S. The relation between pollen exine sculpturing and self-incompatibility mechanisms // Plant Syst. and Evol. 1984b. Vol. 147, N 1/2. P. 63—78.

Zavada M.S., Crepet W.L. Pollen grain wall structure of Caytonanthus arberi (Caytoniales) // Ibid. 1986. Vol. 153, N 3/4. P. 259—264.

Zavada M.S., Dilcher D.L. Comparative pollen morphology and its relationship to phylogeny of pollen in Hamamelidae // Ann. Mo. Bot. Gard. 1986. Vol. 73, N 2. P. 348—381.

Zavada M.S., Taylor T.N. The role of self-incompatibility and sexual selection in the gymnosperm — angiosperm transition: a hypothesis // Amer. Natur. 1986a. Vol. 128, N 4. P. 538—548.

Zavada M.S., Taylor T.N. Pollen morphology of Lactoridaceae // Plant Syst. and Evol. 1986b. Vol. 154. P. 31—39.

Zimmermann W. Die Phylogenie der Pflanzen. Jena: G. Fischer, 1930. 452 S.

Zimmermann W. Main results of the "telome theory" // Palaeobotanist. 1952. Vol. 1. P. 456—470.

ОБЪЯСНЕНИЯ К ФОТОТАБЛИЦАМ

Таблица I

Фиг. 1—6. Semionogyna bracteata Krassilov et Bugdaeva, семенные органы протосаговникового растения, нижний мел Забайкалья: 1 — стробил с крупными семяпочками и частично сохранившимися поддерживающими брактеями, ×1,5; 2 — стробил с ювенильными семяпочками в пазухах брактей, ×1,5; 3 — брактея с пазушной семяпочкой, ×15; 4,5 — семяпочка стробила, показанного на фиг. 1, видны нуцеллус и микропилярный канал, ×10; 6 — семяпочка с отвисшей поддерживающей брактеей, ×10

Фиг. 7, 8. Semionandra laxa Krassilov et Bugdaeva, предполагаемый пыльцевой орган того же растения: 7 — общий вид, нат. вел.; 8 — мутовчатое расположение спорангиофоров, ×10

Таблица II

Фиг. 1—5, 7. Otozamites lacustris Krassilov (Bennettitales), нижний мел Монголии: 1 — перышко с характерным жилкованием, ×7; 2—5 — проводящие элементы жилки с концевыми перфорациями; на фиг. 3 видны наклонная перфорационная пластинка на верхнем конце и пора на нижнем, ×300 и 600; 7 — устьице, погруженное в губчатую ткань мезофилла, СЭМ, ×1000

Фиг. 6. Брактея беннетита с утолщенным черешком и миниатюрной пластинкой типа Nilssoniopteris, нижний мел Монголии, нат. вел.

Фиг. 8—11. Problematospermum ovale Turutanova—Ketova, диаспоры с хохолком волосков, вероятно принадлежащие специализированной форме беннетитовых; на фиг. 11 видны характерные для этой группы извилистые стенки клеток наружного покрова, ×1,7 и 58

Таблица III

Фиг. 1—6. Baisia hirsuta Krassilov, семянкоподобные опушенные диаспоры, нижний мел Забайкалья: 1, 2 — диаспоры с короной и короткими выростами в основании, ×12; 3 — продольно расщепленная купула, видно основание семени, ×12; 4, 5 — рецептакул в плане и отделившийся от купулы, ×12; 6 — скопление диаспор на поверхности мергеля, нат. вел.

Таблица IV

Фиг. 1—9. Baisia hirsuta Krassilov, семянкоподобные опушенные диаспоры, нижний мел Забайкалья: 1—3 — расколотые купулы с сохранившимися семяпочками, ×12; 4 — семяпочка из купулы, показанной на фиг. 2, ×15; 5 — кутикула нуцеллуса, ×15; 6 — основание рецептакула с брактеями, СЭМ, ×140; 7 — проводящий пучок купулы из спиральных трахеид, ×600; 8, 9 — сосудоподобные проводящие элементы купулы, ×600

Таблица V

Фиг. 1—5. Baisia hirsuta Krassilov, семянкоподобные опушенные диаспоры, нижний мел Забайкалья: 1 — нуцеллус с пыльцой на верхушке, СЭМ, ×60; 2, 3 — пыльца на верхушке нуцеллуса, СЭМ, ×400, и световой микроскоп, ×300; 4, 5 — инфраструктура в световом микроскопе, ×600, и СЭМ, ×15000

Таблица VI

Фиг. 1—7. Dinophyton spinosum Ash, протогнетовое растение из триаса Аризоны (материал предоставлен С. Эшем): 1 — просветленная купула с приросшими перикупулярными брактеями, образующими "пропеллер", ×15; 2 — купула с анастомозирующими ребрами на поверхности, ×12; 3 — вскрытая купула с семяпочкой, ×12; 4 — нуцеллус семяпочки, показанной на фиг. 3, виден выпуклый плинт (стрелка), ×17; 5 — нуцеллус с трехгранным основанием, ×17; 6, 7 — пластинчатые спорангиофоры с адаксиальным спорангием, СЭМ, ×110

Таблица VII

Фиг. 1—4. Dinophyton spinosum Ash, протогнетовое растение из триаса Аризоны (материал предоставлен С. Эшем), СЭМ: 1 — спорангиофор с тремя спорангиями, ×110; 2 — часть купулярного пыльцевого органа с приросшей брактеей, ×70; 3 — пыльцевые зерна в спорангии, ×500; 4 — опушение "листа" (лопасти ветвящейся фолиарной системы), ×140

Таблица VIII

Фиг. 1—6. Hirmerella sp., купула с приросшими брактеолями, нижняя юра Польши: 1 — купула с двумя крупными лопастями, ×5; 2 — выросты купулы с ребристой поверхностью, ×10; 3 — внутренняя кутикула, выстилающая гнездо купулы, ×170; 4 — верхушка нуцеллуса, ×500; 5 — устьичный ряд на лопасти купулы, СЭМ, ×300; 6 — пыльца Classopollis на папиллозной кутикуле купулы, СЭМ, ×500

Таблица IX

Фиг. 1, 2. Welwitschia mirabilis, пыльцевые цветки и крылатка в пазухе брактеи, ×10 и 3
Фиг. 3—12. Гнетовые из юры Усть-Балея, Восточная Сибирь; 3, 4 — брактеи Angarolepis odorata Krassilov et Bugdaeva, видны смоляные тельца, ×4; 5—7 — Heerala antiqua (Heer) Krassilov, крылатка, ее дистальная часть и рубец в основании, ×4 и 10; 8—11 — Aegianthus sibiricus (Heer) Krassilov, чешуи стробила, спорангии и пыльца, ×3, 10 и 600

Таблица X

Фиг. 1—6. Eoantha zherikhinii Krassilov, предцветок с признаками гнетовых и цветковых, нижний мел Забайкалья: 1 — тетрамерный гинецей из раскрывшихся купул с частично сохранившимися семяпочками (стрелка), ×8; 2 — гинецей, вид сбоку, открывающий одну из раскрывшихся купул и выступающую над ней верхушку флоральной оси, ×8; 3 — общий вид гинецея в окружении брактей, ×5; 4 — нуцеллус с широкой пыльцевой камерой, в которую открывается короткий микропилярный канал, ×70; 5 — нуцеллус с пыльцой в пыльцевой камере (стрелка), ×70; 6 — пыльцевые зерна из пыльцевой камеры, ×1500

Таблица XI

Фиг. 1—10. Dirhopalostachys rostrata Krassilov, семенной стробил проангиоспермового растения, верхняя юра Буреинского бассейна, Дальний Восток: 1, 2 — рыхлые стробилы со спирально расположенными овулифорами, несущими парные купулы, нат. вел.; 3 — купула с вентральным швом, ×10; 4 — вскрытая купула с обращенной семяпочкой, ×10; 5 — та же купула до удаления части стенки с выступающим швом, ×10; 6 — тот же экземпляр, фокус на шов, продолжающийся по носику, ×10; 7 — спинная сторона купулы, ×10; 8, 9 — купулы, вид сбоку и со стороны шва, ×3; 10 — поперечный скол купулы, ×10

Таблица XII

Фиг. 1—6. Кейтониевые: 1 — лист с неравнобокими боковыми листочками, верхний мел Сахалина, ×2; 2, 3 — Caytonanthus tyrmensis Krassil., ветвящийся пыльцевой орган, верхняя юра — нижний мел Тырминской впадины, Дальний Восток, ×8; 4 — пыльцевое зерно, дистальная сторона, СЭМ, ×3500; 5 — семя, средняя юра Йоркшира, Англия (материал представлен Т. Гаррисом), ×100; 6 — жилкование листа, ×8

Таблица XIII

Фиг. 1—6. Caytonia sewardii Thomas, средняя юра Йоркшира, Англия (материал предоставлен Т. Гаррисом и М. Рейманувной): 1 — купула со стороны черешка, ×15; 2 — та же купула, просветлена, видны семяпочки; 3 — основание купулы с рубцом черешка и устьем (экзостомом), прикрытым клапаном, причем устье (стрелка) расположено дистально по отношению к клапану, а не между ним и черешком, как на популярных реконструкциях кейтонии, СЭМ, ×100; 4 — нуцеллус семени, показанного на табл. XII, фиг. 5, с частично сохранившимся внутренним интегументом (стрелки), ×70; 5 — внутренний интегумент ("пятнистый слой"), примыкающий к более темному нуцеллусу, ×150; 6 — нуцеллус с продольным ребром, ×60

Таблица XIV

Фиг. 1—4. Caytonia sewardii Thomas, средняя юра Йоркшира, Англия (материал предоставлен Т. Гаррисом и М. Рейманувной): 1 — желобки, ведущие от устья купулы к семяпочке, в одном из

них сохранилось пыльцевое зерно, ×395; 2 — микропиле двух семяпочек, обращенные к устью купулы, ×395; 3 — ножка семяпочки, ×200; 4 — дистальная часть нуцеллуса, ×166

Таблица XV

Фиг. 1—6. Leptostrobus stigmatoideus Krassilov (Czekanowskiales), верхняя юра Буреинского бассейна, Дальний Восток: 1 — семенной стробил, часть купул на массивных ножках, похожих на брахибласты чекановский (стрелка), нат. вел.; 2 — раскрытая двустворчатая купула на породе, ×3; 3, 4 — раскрытые купулы, извлеченные путем растворения породы, ×3; 5, 6 — створки с рубцами семяпочек, виден бугорчатый рыльцевый гребень, ×6

Фиг. 7—9. Ixostrobus spp., предположительно пыльцевой стробил чекановскиевых: 7 — общий вид, нат. вел.; 8, 9 — четырехлопастные синангии, ×8

Таблица XVI

Фиг. 1—3. Leptostrobus stigmatoideus Krassilov (Czekanowskiales), верхняя юра Буреинского бассейна, Дальний Восток, СЭМ: 1 — ячеистая поверхность рыльцевого гребня купулы, ×120; 2 — папиллы, ×600; 3 — внутренняя папиллозная кайма, ×120

Таблица XVII

Фиг. 1. Baikalophyllum lobatum Bugdaeva, проангиоспермоидный лист, нижний мел Забайкалья, ×3

Фиг. 2—5. Meeusella protaeiclada Krassilov et Bugdaeva, проангиоспермоидный андроклад, нижний мел Забайкалья: 2 — общий вид, ×3; 3 — паракладий с двумя субтерминальными спорангиофорами разной длины, ×10; 4 — паракладий с субтерминальными синангиями на укороченных ножках (почти сидячими), ×10; 5 — стерильный паракладий, ×10

Таблица XVIII

Фиг. 1—6. Tyrmocarpus spinulosus Krassilov, проблематичные плоды (?) из базальных горизонтов нижнего мела Тырминской впадины, Дальний Восток: 1 — скопление плодов, нат. вел.; 2 — расколотый плод с семенем (?), ×7; 3 — поверхность плода, извлеченного из породы, ×12; 4, 5 — створки плодов с шипиками по краю, ×7; 6 — кутикула, ×146

Фиг. 7—9. Плодоподобные органы, нижний мел Забайкалья, ×10; 10 — скопление мелкой однобороздной пыльцы, постоянно сопутствующей этим органам, СЭМ, ×1500 (коллекция Е.В. Бугдаевой)

Таблица XIX

Фиг. 1—3. Плодоподобные диаспоры, нижний мел Монголии: 1, 2 — Gurvanella dictyoptera Krassilov, ×3 и 10; 3 — Erenia stenoptera Krassilov, ×10

Фиг. 4—10. Ангиоспермоидные остатки, систематическое положение которых точно не определено, нижний мел Монголии: 4, 5 — Cyperacites sp., соцветие (?) из трех колосков с нитевидными брактеями у основания, ×2 и 10; 6 — Graminophyllum primum Krassilov, граминоидный лист, нат. вел.; 7 — щетинистое ушко на краю влагалища граминоидного листа, ×7; 8 — cf. Potamogeton, колосок (?), ×3; 9, 10 — cf. Sparganium, головчатые соплодия (?), нижние с листовидной брактеей, ×3 и 7

Таблица XX

Фиг. 1—4. Asterocelastrus cretaceae Velen. et Viniklar, сеноман Чехославакии, типовой материал, переизученный Б. Пацлтовой и автором: 1 — раскрывшаяся пентамерная коробочка с приросшим околоцветником, ×3; 2 — пятигнездная синкарпная завязь, ×7; 3, 4 — анатропные семяпочки, ×15

Фиг. 5. Prisca reynoldsii Retallack et Dilcher, рацемозное соцветие из сеномана Сев. Америки, здесь же лист Magnoliaephyllum sp., нат. вел. (фотография предоставлена Д. Дилчером)

Таблица XXI

Фиг. 1—6. Листья меловых цветковых: 1 — скопление листьев, в котором различимы: а — Debeya tikhonovichii (Kryshtofovich) Krassilov, б — Araliaephyllum polevoi (Kryshtofovich) Krassilov, в — Liriophyllum sachalinense Kryshtofovicn в сочетании с г — Nilssonia gibbsii (Newberry) Hollick, верхний мел Сахалина, нат. вел.; 2 — Menispermites katiae Krassilov, порубежные слои мела и палеогена, Малая Курильская гряда, ×2; 3 — Mgatschia lobata Krassilov, верхний мел Сахалина, нат. вел.; 4 — Debeya tikhonovichii Kryshtofovich, мелкий лист, верхний мел Сахалина, нат. вел.; 5 — кутикула того же вида, ×395; 6 — проводящие элементы жилки листа, показанного на фиг. 2, СЭМ, ×1500

Таблица XXII

Фиг. 1—5. Caspiocarpus paniculiger Krassilov et Vachrameev, наиболее древний антофит со структурно сохранившимися репродуктивными органами, нижний мел Казахстана: 1 — побег с двумя метельчатыми соплодиями и листьями типа "Leguminosites" ниже верхнего соплодия (стрелка указывает на листовой узел), ×2; 2 — часть метельчатого соплодия из коротких кистей, ×10; 3 — верхушка соплодия в виде кисти с более свободно расположенными листовками, ×10; 4, 5 — семя или семяпочка, видны два интегумента (стрелка на окончании внутреннего интегумента), ×100 и 200

Таблица XXIII

Фиг. 1—5. Caspiocarpus paniculiger Krassilov et Vachrameev, нижний мел Казахстана: 1 — просветленная листовка, вскрыта по брюшному и в дистальной части по спинному шву, ×70; 2 — просветленная листовка с выростами у основания, ×70; 3, 4 — два семени из одной листовки, нижнее с выступающим микропиле, ×100 и 150; 5 — основания волосков на листовке, СЭМ, ×2000

Таблица XXIV

Фиг. 1—3. Hyrcantha karatscheensis (Vachrameev) Krassilov et Vachrameev, нижний мел Казахстана: 1, 2 — соцветия (соплодия), на фиг. 2 видны налегающие на ось листочки "Lequminosites" karatscheensis Vachrameev, ×2; 3 — цветок с остающейся при плоде чашечкой, ×7

Таблица XXV

Фиг. 1—5. Hyrcantha karatscheensis (Vachrameev) Krassilov et Vachrameev, нижний мел Казахстана: 1 — цветок с сохранившимися тычиночными нитями (в центре), ×7; 2 — внутренний слепок карпели, ×10; 3, 4 — карпели с остатками рыльца, ×7; 5 — основание гинецея из трех карпелей, ×7

Фиг. 6. "Leguminosites" karatscheensis Vachrameev, предполагаемые листья Hyrcantha, слепок эпидермиса, видны устьица, СЭМ, ×350

Таблица XXVI

Фиг. 1,2. Платаноидные пестичные головки, верхний мел Амурской области, нат. вел. и ×7

Фиг. 3—7. Платаноидные остатки, верхний мел Казахстана (материал предоставлен П.В. Шилиным): 3 — кутикула листа, СЭМ, ×1000; 4, 7 — тычиночные головки, ×10; пыльцевые зерна из тычиночной головки, показанной на фиг. 7, СЭМ, ×5000 и 8000

Таблица XXVII

Фиг. 1—2. Цветки из верхнего мела Швеции: 1 — Scandianthus costatus Friis et Skarby, 2 — Caryanthus knoblochii Friis, ×15 (фотографии предоставлены Э.-М. Фриис)

Фиг. 3—6. Trochodendrocarpus arcticus Kryshtofovich, цагаянские отложения Амурской области: 4 — метельчатое соплодие; 3 — раскрывшийся плод, виден слепок гнезда, ×3; 5 — дистально расщепленный плод, ×3; 6 — часть кисти со спаренными плодами, нат. вел.

Фиг. 7. Trochodendrospermum arcticum (Brown) Krassilov, семя предположительно того же растения, ×3

Таблица XXVIII

Фиг. 1—14. Репродуктивные органы покрытосеменных из порубежных мел-палеоценовых цагаянских отложений Амурской области: 1—6 — Tricolpopollianthus burejensis Krassilov, гамамелидоидные тычиночные головки и извлеченные из них трехбороздные пыльцевые зерна, ×7,395 и 1000; 7 — Carex tsagajanica, мешочек, ×2; 8—10 — Steinhauera ex gr. subglobosa Presl., пестичная головка и Carinalaspermum bureicum Krassilov, семена предположительно того же растения, ×3; 11 — Myrica amurensis Krassilov, эндокарп, нат. вел.; 12—14 — Nuphar burejense Krassilov, семена, крышечка отчетливо видна на фиг. 14, ×7

Таблица XXIX

Фиг. 1—5. Sarysua pomona Krassilov et Shilin, верхний мел Казахстана; 1 — скопление цветков, очевидно составляющих одно цимозное соцветие, ×3; 2 — продольный скол цветка, видны крылья боковых карпелей и гнездо средней между ними, одна из тычинок полностью сохранилась, ×10; 3 — мелкий цветок с относительно длинными столбиками из центральной части скопления, показанного на фиг. 1, ×10; 4 — цветок с хорошо сохранившейся чашечкой, ×10; 5 — три цветка, ×3

Таблица XXX

Фиг. 1—5. Sarysua pomona Krassilov et Shilin, верхний мел Казахстана: 1 — верхушка гинецея с тремя столбиками, ×15; 2 — гинецей, видны складки между лопастями завязи, ×10; 3 — основания волосков на завязи, СЭМ, ×600; 4, 5 — столбики с частично сохранившейся клеточной структурой, СЭМ, ×200 и 1500

Таблица XXXI

Фиг. 1—5. Taldysaja medusa Krassilov et Shilin, верхний мел Казахстана: 1, 2 — пучковатые соцветия, ×2; 3, 4 — ветви с рубцами цветков, ×10; 5 — ножка соцветия с профиллом и рубцами брактей над ним, ×10

Фиг. 6. Sarysua pomona Krassilov et Shilin, верхний мел Казахстана, реплика нектарной железки, ×250

Таблица XXXII

Фиг. 1—5. Taldysaja medusa Krassilov et Shilin, верхний мел Казахстана: 1 — соцветие с сохранившимися цветками, ×2; 2 — гинецей с лопастным рыльцем, ×10; 3, 4 — ветви соцветия, несущие колоски из нескольких цветков, видны выступающие рахиллы (стрелки), ×10; 5 — ветви, несущие одиночные цветки, ×10

Научное издание

КРАСИЛОВ Валентин Абрамович

ПРОИСХОЖДЕНИЕ
И РАННЯЯ ЭВОЛЮЦИЯ
ЦВЕТКОВЫХ РАСТЕНИЙ

Утверждено к печати
Биолого-почвенным институтом
Дальневосточного отделения
АН СССР

Художник *А.А. Кущенко*
Художественный редактор *И.Ю. Нестерова*
Технический редактор *Н.М. Бурова*
Корректор *Г.В. Дубовицкая*

Набор выполнен в издательстве
на электронной фотонаборной системе

ИБ N 39686

Подписано к печати 29.05.89. Т — 09864
Формат 70×100 1/16. Бумага офсетная N 1
Гарнитура Таймс. Печать офсетная
Усл.печ.л. 21,5+2,6 вкл. Усл.кр.-отт. 24,1
Уч.-изд.л. 28,1. Тираж. 1350 экз.
Тип. зак. 1491. Цена 5р. 90к.

Ордена Трудового Красного Знамени
издательство "Наука" 117864 ГСП-7,
Москва В-485, Профсоюзная ул., д. 90
Ордена Трудового Красного Знамени
1-я типография издательства "Наука"
199034, Ленинград В-34, 9-я линия, 12

В.А.Красилов ПРОИСХОЖДЕНИЕ И РАННЯЯ ЭВОЛЮЦИЯ ЦВЕТКОВЫХ